

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE PSICOLOGÍA

Departamento de Psicobiología,



**COGNICIÓN FÍSICA Y SOCIAL EN MAMÍFEROS MARINOS:
UN ENFOQUE COMPARATIVO**

**MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR**

José Francisco Zamorano Abramson

Bajo la dirección de los doctores

Josep Call Balaguer
Fernando Colmenares Gil
M^a Victoria Hernández Loreda

Madrid, 2012

© José Francisco. Zamorano Abramson, 2012



UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE PSICOLOGÍA
DEPARTAMENTO DE PSICOBIOLOGÍA

COGNICIÓN FÍSICA Y SOCIAL EN MAMÍFEROS MARINOS:
UN ENFOQUE COMPARATIVO

Tesis doctoral

JOSÉ F. ZAMORANO ABRAMSON

Madrid 2012

Tesis presentada por D. José F. Zamorano Abramson para optar al grado de Doctor en Psicología por la Universidad Complutense de Madrid.

Fdo.: José F. Zamorano Abramson

Tesis dirigida por los doctores:

Josep Call Balaguer

Director del Wolfgang Köhler Primate Research Center

Max Planck Institute for Evolutionary Anthropology

Fernando Colmenares Gil

Profesor Titular del Dpto. de Psicobiología

Universidad Complutense de Madrid

M^a Victoria Hernández Lloreda

Profesora Titular del Dpto. de Metodología de las Ciencias del Comportamiento

Universidad Complutense de Madrid

Índice

Capítulo 1: Introducción general y objetivos	1
1. Cognición comparada.....	3
2. Dominios de la cognición	5
2.1. Dominio de uso general versus específico.....	5
2.2. Cognición física.....	6
2.3. Cognición social.....	8
2.4. Cognición cultural.....	10
3. Cognición en los mamíferos marinos	13
3.1. Cognición física en los mamíferos marinos	15
3.2. Cognición social en los mamíferos marinos	20
4. Objetivos	26
4.1. Objetivo general.....	26
4.2. Objetivos Específicos	27
Capítulo 2: Relative Quantity Judgments in South American sea lions (<i>Otaria flavescens</i>)	33
Abstract	35
Introduction.....	36
Material and Methods	39
Subjects	39
Apparatus	40
i. Experiment 1: whole set presentation	40
ii. Experiment 2: item-by-item presentation.....	41
Procedure.....	41
i. Experiment 1: whole set presentation	41
ii. Experiment 2: item-by-item presentation.....	44
Data Scoring and Analysis	46
Results	48
Experiment 1.....	48
Experiment 2.....	51
Discussion	54
Capítulo 3: Relative Quantity Judgments in Beluga Whales (<i>Delphinapterus leucas</i>) and Bottlenose dolphins (<i>Tursiops truncatus</i>) .	61

Abstract	63
General Introduction	64
General Methods	68
<i>Subjects and General Procedure</i>	68
Experiment 1: Whole set presentation	70
<i>Methods</i>	70
<i>Results</i>	76
<i>Discussion</i>	78
Experiment 2: Non-simultaneous presentation	80
Condition 1: successive presentation	80
<i>Methods</i>	80
<i>Results</i>	83
Condition 2: sequential item-by-item presentation	84
<i>Methods</i>	84
<i>Results</i>	85
<i>Discussion</i>	85
General Discussion	86
Capítulo 4: Experimental evidence of action imitation in killer whales (<i>Orcinus orca</i>)	93
Abstract	95
Introduction	96
Methods	99
<i>Subjects</i>	99
<i>Procedure</i>	100
<i>Data coding and analysis</i>	107
Results	109
<i>Training</i>	109
<i>Familiar behaviours</i>	109
<i>Novel behaviours</i>	111
Discussion	112
Capítulo 5. Discusión general y conclusiones	115
Discusión general	117
Conclusiones	135
Referencias	138

Agradecimientos

Son muchas las personas y múltiples los acontecimientos importantes que forman parte de alguna u otra manera del proceso que ha dado lugar a esta tesis. La historia es larga, por lo que las contribuciones y, por tanto, los agradecimientos por ellas, son muchos. En primer lugar, y mas allá del obvio agradecimiento por su aporte genético, agradezco a mi madre y a mi padre por el “memético”, es decir, por todo su esfuerzo para darme una buena educación en el más amplio de los sentidos y en apoyarme, aunque no siempre con pleno convencimiento, en todo lo que me he propuesto. Ambos, pertenecientes por formación académica a un mundo distinto, el de la empresa, han influido de forma fundamental, quizá sin saberlo, en que tomara este camino: el regalo en mi niñez de la enciclopedia fauna de Félix Rodríguez de la Fuente, o el gran esfuerzo de mi madre por soportar todas las mascotas que metíamos junto a mis hermanos en casa, se asientan en la gestación de este trabajo.

Si bien pronto supe que quería estudiar y trabajar con animales, la gran duda estaba entre ser veterinario o zoólogo. De nuevo, la influencia no buscada de mi padre resolvió el conflicto. El préstamo de “*Sobrevivir*” de Vitus B. Dröscher hizo que supiera que existía la Etología. La profesión del autor, psicólogo, hizo que me decidiera a estudiar Psicología con la clara intención de dedicarme al estudio del comportamiento animal. De mis años de formación, agradezco especialmente al profesor Héctor Osorio quién en los años mas humanistas y “metafísicos” de mi formación me recordó mi motivación original por el estudio de las ciencias biológicas del comportamiento, y a la profesora Rita Coya quién cuando leí mi tesis de pregrado en psicología organizacional me dijo “...y si te gustaba tanto la etología por qué no hiciste tu tesis en eso?, yo feliz te habría supervisado”. Sus palabras siguieron dando vuelta en mi cabeza mientras deambulaba laboralmente por casi todas las ramas de la psicología, hasta que finalmente tome la decisión de cruzar el Atlántico y entregarme por entero al estudio de esta ciencia. En este punto quero expresar mi agradecimiento a las personas que han tenido el papel más importante, y más directo, en la culminación de este trabajo.

En primer lugar, debo agradecer de forma muy especial a mis codirectores. En primer lugar a Fernando Colmenares, quién desde el momento en que “toqué su puerta” hasta ahora me ha ofrecido su apoyo incondicional, embarcándose en todas las “aventuras” académicas que le he propuesto. Además de su apoyo y formación en los aspectos más académicos, su enorme ayuda en todos los temas administrativos que hemos tenido que sortear para asegurar mi permanencia en

España durante todo este tiempo ha sido imprescindible para llevar a cabo el cometido de mi investigación doctoral. Su trayectoria académica e investigadora ha permitido que contáramos con la plena confianza para poder realizar los experimentos en los Zoos y parques acuáticos a los que pertenecen la muestra de estudio, tarea difícil al tratarse de especies con las que no es habitual hacer investigación en España. En segundo lugar, contar con Josep Call como uno de los codirectores de este trabajo ha sido para mí todo un privilegio. Su carrera investigadora, que lo ha llevado a ser uno de los expertos de mayor reconocimiento internacional en el campo de la cognición comparada, ha sido, sin duda, un resguardo constante en esta empresa. Su ayuda y asesoría profesional, pese a la distancia y su siempre apretada agenda, han sido un pilar fundamental en el desarrollo de esta tesis. Agradezco, al igual que a Fernando Colmenares, su disponibilidad y confianza en mí a la hora de embarcarse, nunca mejor dicho, en la exploración de la mente de nuevas especies: los mamíferos marinos.

Dentro de mis codirectores he querido dejar para el final mi agradecimiento a mi más grande e importante ayuda en todos estos años, María Victoria Hernández Lloreda. Agradezco en primer lugar, como co-directora de esta tesis, todo el asesoramiento en materia metodológica y estadística, mi talón de Aquiles. La idea principal de esta tesis de adaptar a mamíferos marinos pruebas que han sido aplicadas a primates surge, además, a partir de uno de sus trabajos realizados en colaboración con el equipo de Michael Tomasello y Josep Call del instituto Max Planck. Sin ella, simplemente, todo esto no habría sido posible. No solo ha sido el gran motor afectivo e intelectual tras esta tesis, padeciendo y apoyándome en los momentos más difíciles, y aún más importante, celebrando todos los grandes logros de este trabajo, sino que ha cambiado el curso de mi vida para siempre. Agradezco más que nada su valentía. Me ha acompañado en aventuras que parecían casi “imposibles”, cruzando el Atlántico y realizando saltos en el vacío con solo la esperanza como puente. Así, hemos navegado con tormenta en las aguas del estrecho de Magallanes y el estrecho de Gibraltar, nos hemos maravillado con la vida salvaje de ambos continentes y hemos aprendido, sin dejar en ningún momento de sorprendernos, de cada uno de los animales con que hemos trabajado en esta investigación. Nos ha tocado despedir no solamente a algunos de ellos sino que también a amigos y colegas que cruzaron a la otra orilla del río. Precisamente hoy estamos prontos a recibir de ese mismo río a nuestro más grande logro.

No puedo dejar de mencionar a otros actores fundamentales en la consecución de esta tesis. A mi amigo Aarón Golzman quién me ayudó en muchas de las gestiones para inscribirme al doctorado y a establecerme el primer semestre en España. Asimismo agradezco a Jorge Gibbons,

quién desde la Universidad de Magallanes, y desde el primer momento, se involucró en todo proyecto que le propuse relacionado con el estudio de la conducta de los mamíferos marinos. Agradezco al Grupo de Estudios del Comportamiento Animal y Humano dirigido por el Profesor Fernando Colmenares, que en sus seminarios y conversaciones personales han contribuido de forma importante a la discusión de los resultados de este trabajo. Agradezco de forma especial a José Antonio Muñoz por su compañía y apoyo en la difusión de mi trabajo doctoral en Chile. Mi agradecimiento también a Mario Morcillo, quien gracias a su proyecto “La isla de los delfines” me ayudó en los momentos cruciales de este camino. Mario, amigo, donde quiera que te encuentres debes saber que te estaré eternamente agradecido, tu fuiste una ayuda fundamental, un “punto de inflexión” para todos los proyectos que pude realizar en España en colaboración con Chile y para que haya podido concretar esta tesis.

No quiero dejar de agradecer en esta tesis a aquellos que la han hecho posible mediante su apoyo en el terreno emocional: a toda mi familia, a mis padres, abuelos, hermanos y cuñados por su apoyo y cariño constantes y especialmente a mis sobrinos, a Mijael porque sé lo duro que fue para él mi partida de Chile y por tener que entender, a muy temprana edad, y a su pesar, que yo debía seguir mi camino; a Yair, quién pese a haber nacido cuando yo estaba ya en España, cada vez que viajo y nos reencontramos me hace sentir que no me he ido y a Daniela por recién llegar a este mundo; a la “gran” familia española, padres, hermanos, primos, cuñados y sobrinos de Mariví, quienes me han acogido desde el primer momento, y por el apoyo y amistad que me han dado todos estos años.

Mi agradecimiento a las instituciones que han hecho posible este trabajo poniendo a disposición de esta investigación sujetos experimentales y todo su equipo humano. Al L’Oceanografic aquarium de Valencia, al Zoo Aquarium de Madrid y a Marineland, Antibes por permitirme realizar estas investigaciones en sus instalaciones. Agradecimientos especiales van a Jesús Fernández, Jon Kershaw, Miguel Bueno y Manuel Castellote, por su ayuda y apoyo y, en particular, a José Antonio Esteban por toda su motivación y apoyo a nuestra investigación, por su ayuda en la grabación de los videos experimentales y sus valiosas ideas que contribuyeron al diseño de parte de estos trabajos. Mención especial merece también el trabajo y apoyo de todos los entrenadores de los tres acuarios: en Marineland, Antibes, en especial, a la jefa de entrenadores de orcas Lindsay Rubinacam, y todo su equipo de entrenadores, a Jean Chaperon y Nicky Jaun y todo el equipo de entrenadores de delfines; del L’Oceanografic aquarium de Valencia, al jefe de entrenadores de leones marinos Víctor Sánchez, y a todo su equipo -Jerome Coello, Javier Escudero, Ana Coba, Luciana Suárez y Sandra Salido- y al jefe de entrenadores de las belugas Luis Rizzoto y su equipo de

entrenadores -Iván Soto, Felipe Cabildo y Almudena Mena-. Agradezco toda la ayuda aportada por el Zoo Aquarium de Madrid del jefe de entrenadores de delfines y leones marinos Carlos de las Parras y de todo su equipo -Cacha Martínez, Arancha Sánchez, Berta Romeral, Pablo Juárez, Pablo Roy, Antonio Martínez, Irene Ayllon y Craig Allum-. Además, quiero agradecer de forma especial el trabajo de Luis Franco con la ayuda en el diseño y construcción de los aparatos utilizados en estos estudios.

Agradezco a Rosario Martínez Arias y M^a José Hernández Lloreda por sus comentarios y asesoramiento estadísticos sobre algunos de los trabajos realizados y a Francisco Serradilla y Trinidad Ruíz Gallego-Largo por su ayuda en la labor de revisión de algunos de los capítulos de esta tesis.

Los experimentos aquí presentados han sido financiados parcialmente por una beca FPI a José F. Zamorano-Abramson, subvención CCG08-UCM/SAL-4007 (Universidad Complutense de Madrid y Comunidad de Madrid) a María Victoria Hernández-Lloreda y por subvención UCM-BSCH GR58/08 y D/018712/08 AECID (Agencia Española de Cooperación Internacional y Desarrollo) a Fernando Colmenares Gil.

Finalmente agradezco a cada uno de los animales que han participado en esta investigación. Espero que su sacrificio involuntario como “embajadores” del mar no solo dé frutos para el beneficio del conocimiento científico, sino que ayude a despertar el interés y el asombro del público en general por estos. Si es verdad que la gente respeta y cuida lo que conoce, espero, entonces, que la información obtenida en esta tesis aporte su grano de arena a la conciencia y sentimiento de unidad de nuestra especie con el resto de las especies, y de ahí al compromiso con su conservación y la de los hábitats naturales en que estas habitan.

*... a mi hija, que viene en camino,
con la esperanza que ella pueda ver un mundo con ballenas, delfines, nutrias y leones marinos en la mar,
tal cual nosotros lo hemos visto*

Resumen

En el estudio de los orígenes de la cognición humana dos aproximaciones resultan fundamentales: (1) la comparación entre homínidos y (2) la comparación con otras especies de no primates o primates más alejados. El objetivo de la comparación entre homínidos (simios humanos y no humanos) es identificar qué rasgos o habilidades cognitivas han evolucionado desde que los humanos nos separamos de otros simios a partir de un ancestro común. La comparación con otras especies de no primates o primates más alejados en la escala evolutiva, por su parte, permite identificar casos de convergencia evolutiva (especies distantes evolutivamente que comparten rasgos psicológicos similares). En estos casos, estas habilidades debieron aparecer de forma independiente por presiones selectivas similares, lo que permitiría explorar cómo han podido surgir dichas capacidades.

En el marco de la hipótesis de la inteligencia adaptada se han invocado dos tipos de explicaciones por presiones selectivas distintas que estarían orientadas a proporcionar habilidades cognitivas especializadas: una enfatizaría la evolución de habilidades cognitivas para resolver problemas en el medio físico o ecológico (i.e., hipótesis de la inteligencia ecológica o tecnológica) y la otra haría hincapié en la evolución de habilidades para resolver problemas planteados por el medio social (i.e., hipótesis de la inteligencia social).

El caso de los mamíferos marinos resulta especialmente interesante a la hora de abordar fenómenos de convergencia evolutiva con los primates por el hecho de que han evolucionado en un medio ambiente aparentemente tan distinto al nuestro. A pesar de sus grandes diferencias morfológicas y fisiológicas, y sus muy diferentes entornos, ambos taxones parecen haber desarrollado habilidades cognitivas similares, mostrando, además, una organización social compleja con grandes similitudes (con relaciones sociales diferenciadas con lazos a largo plazo, alianzas complejas y redes sociales cooperativas).

El objetivo general de esta tesis doctoral es el de iniciar el proceso de adaptación a los mamíferos marinos de la PCTB (The Primate Cognition Test Battery), una batería exhaustiva de tests cognitivos específicamente diseñados para medir las habilidades cognitivas en los dominios físico y social que ha sido aplicada a grandes simios y a la especie humana y apta para ser aplicada a distintas especies de primates.

En lo que respecta al dominio de la cognición física, se investigaron las habilidades cuantitativas y sus mecanismos subyacentes a través de la prueba de estimación relativa de cantidades (ERC) en tres especies de mamíferos marinos, el león marino sudamericano (*Otaria flavescens*), la beluga (*Delphinapterus leucas*) y el delfín mular (*Tursiops truncatus*). Los resultados muestran evidencia en las tres especies de mamíferos marinos de la capacidad para discriminar y seleccionar el mayor de dos conjuntos sobre la base de representaciones mentales, en lugar de basarse estrictamente en señales perceptivas. En cuanto a los mecanismos utilizados, si bien en los leones marinos encontramos que es un modelo analógico, el llamado “modelo del acumulador”, el que parece subyacer a esta capacidad, el grueso de los resultados obtenidos en las dos especies de cetáceos no fueron compatibles con este modelo, que, por otra parte, es el que sugieren los resultados que se han obtenido para la mayoría de las especies animales. Estos resultados indican que todavía no está claro qué modelos son los que subyacen a esta capacidad en los animales no humanos.

En lo que respecta al campo de la cognición social, se abordó el estudio experimental de la capacidad de imitación de las orcas (*Orcinus orca*) a través del protocolo "haz lo que el otro hace". Las orcas demostraron la capacidad de aprender la señal de "copia de la acción" o "hacer lo que el otro está haciendo" y, además, de aprenderla muy rápidamente. De igual forma las orcas demostraron la capacidad de imitar a la orden de una señal específica, es decir, de aprender comportamientos nuevos a través de esta señal de "copiar la acción" ejecutada por un conespecífico. Este trabajo es el primero en aportar evidencia empírica de imitación de acciones, en general, y en particular de “imitación

productiva” (comportamientos nuevos), en las orcas, con resultados comparables, si no superiores, a los obtenidos con primates y delfines en experimentos similares. Estos hallazgos sugieren que algunos comportamientos específicos de grupo descritos en estudios de campo de orcas pueden estar sustentados por aprendizaje imitativo y no solamente por mecanismos de facilitación social, lo cual puede llevar a la transmisión no-genética de tradiciones específicas de grupo que potencialmente pueden incrementar su eficacia biológica.

Con el conjunto de los experimentos realizados se ha dado un importante paso en 1) la adaptación de los protocolos de esta batería de test cognitivos al medio acuático y semi-acuático en que estos animales habitan y 2) establecer las primeras comparaciones que permiten encontrar similitudes e importantes diferencias tanto en el procesamiento como en el desempeño cognitivo en ambos taxones, información esencial en el estudio de la evolución y origen de las habilidades cognitivas.

Capítulo 1: Introducción general y objetivos

“The difference in mind between man and the higher animals, great as it is, is certainly one of degree and not of kind”. Darwin

“The happiness of the bee and the dolphin is to exist. For man it is to know that and to wonder at it”. Jacques Cousteau

1. Cognición comparada

En un sentido amplio, el estudio de la cognición comparada se refiere al análisis de cómo los animales procesan la información, comenzando por estudiar cómo se adquiere ésta a través de los sentidos y cómo su procesamiento resulta en la activación de sistemas de respuesta observables (conductas) e inobservables (emociones y pensamientos) (Shettleworth, 2010). Por ello, la perspectiva mayoritaria entre los investigadores que estudian la cognición animal se centra en averiguar cómo puede y debe analizarse el procesamiento de la información en los animales sin caer en explicaciones netamente mentalistas, es decir, sin hacer alusiones a cómo son las experiencias privadas de estos. Los estudiosos de la cognición comparada buscan, por tanto, similitudes funcionales entre los comportamientos y utilizan éstas como evidencia de los procesos particulares que subyacen el comportamientos de los animales y de los humanos (Staddon, 2000; Hampton, 2005; Heyes, 2008).

Shettleworth (2010) propone una definición general en la que la cognición hace referencia al conjunto de mecanismos mediante los cuales el organismo adquiere, procesa, almacena y actúa sobre la información procedente del entorno, e incluiría procesos tales como la percepción, el aprendizaje, la memoria y la toma de decisiones. Otros, como Tomasello y Call (1997), defienden una concepción

más acotada a la hora de definir un comportamiento como indicador de un proceso cognitivo. Así, para ellos, las características principales de la cognición serían: en primer lugar, “la flexibilidad”, en segundo lugar, la existencia de “representaciones mentales” y, finalmente, la “complejidad” como una propiedad inherente a la flexibilidad (aunque existen comportamientos complejos que no necesariamente involucran mecanismos cognitivos sofisticados). De este modo, la cognición sería mucho más dinámica que la simple representación, y, por tanto, involucraría la elección activa del organismo de un curso de acción teniendo en cuenta tanto la evaluación de sus metas como de su situación actual con respecto a estos objetivos.

Como una manera de integrar estas distintas escuelas de pensamiento podríamos decir que el campo de investigación de la cognición comparada en la actualidad se compone principalmente del estudio de tres grupos de mecanismos para la adquisición, el procesamiento y la representación de la información. El primero de estos, siguiendo a Shettleworth (2010), comprendería los llamados “procesos cognitivos básicos”, que incluyen el estudio de la percepción, la atención, la memoria, el aprendizaje asociativo, el de categorías y el conceptual. Los otros dos, siguiendo a Tomasello y Call (1997), comprenderían procesos diferenciados a modo de módulos cognitivos especializados en la adquisición, representación y control de la conducta en dos contextos funcionales distintos, que difieren en los aspectos del mundo que estén siendo procesados: 1) el de los relacionados con la cognición física y 2) el de los relacionados con la cognición social.

En conclusión, este enfoque comparativo sobre la cognición animal resulta fundamental a la hora de identificar las regularidades generales y particulares del comportamiento de los diversos animales y, por tanto, para decidir qué característica(s) compartimos los humanos con las otras especies animales y cuáles, por el contrario, constituyen singularidades de la etapa evolutiva que condujo a la evolución de la especie humana moderna.

2. Domínios de la cognición

2.1. Dominio de uso general versus específico

Los psicólogos y los biólogos tradicionalmente adoptaron perspectivas distintas a la hora estudiar el aprendizaje y la cognición animal. Estas dos tradiciones han sido denominadas de diversas maneras, por ejemplo, la aproximación de los procesos generales (psicólogos) y la de las especializaciones adaptativas (biólogos) (Riley y Langley, 1993). Según esta visión, los psicólogos generalmente han tendido a preguntarse: "¿Pueden los animales hacer lo que los humanos hacen, y si es así ¿cómo lo hacen?", mientras que la pregunta de los biólogos ha estado en la línea de "¿Por qué, en el sentido de los cuatro porqués de la etología, los animales hacen lo que hacen en su hábitat natural?". Este contraste entre los enfoques psicológico y biológico tradicionales se corresponde, por un lado, con la aproximación antropocéntrica, centrada en el interés por la especie humana y los mecanismos (psicológicos), y, por el otro, con un enfoque ecológico, centrado en los animales (incluido el animal humano) en el que "nada tiene sentido", excepto a la luz de la evolución" (e.g., Plotkin, 2004). A pesar de estas diferencias iniciales, la tesis fundamental de muchos investigadores actuales de la cognición comparada es que el estudio de los mecanismos subyacentes y el estudio de la función biológica que desempeñan su conducta y cognición en los nichos ecológicos que explota cada especie son igualmente útiles, complementarios y legítimos (véase Hodos y Campbell, 1991; Shettleworth, 2010).

Al integrar ambos enfoques encontramos que, para cualquier comportamiento que se observe, hay tres posibles explicaciones alternativas: 1) que sea el producto de procesos de propósito general; 2) que sea el producto de procesos cognitivos especializados en producir esa conducta; y 3) que sea un subproducto de procesos cognitivos especializados que evolucionaron para resolver un problema diferente. Derivada del primer tipo de explicación surge la llamada *hipótesis de la inteligencia general*, que

postula que existe una inteligencia de propósito general y que las especies varían en la cantidad o dosis que poseen de esa inteligencia general. Una derivación fundamental de este enfoque es que el mayor tamaño cerebral del ser humano es el que le capacita para realizar de una manera más rápida, y cualitativamente más compleja que el resto de las especies, todo tipo de actividades cognitivas (más memoria, mayor capacidad para establecer inferencias, para aprender, para planificar, etc.). Esta hipótesis ha sido cuestionada en la actualidad (e.g., Roth y Dicke, 2005), postulándose una visión alternativa que asume que distintas inteligencias o factores son utilizados en diversas situaciones por distintos individuos, grupos y especies (Vickrey y Neuringer, 2000). Por su parte, derivada del segundo y tercer tipo de explicación, surge la *hipótesis de la inteligencia adaptada*, que postula que cada especie posee características cognitivas más o menos singulares en comparación con otras, en función de la semejanza o la diferencia en los problemas o demandas del ambiente físico y/o social en el que han tenido que evolucionar (Tomasello y Call, 1997; Tooby y Cosmides, 1992; Hare y Wrangham, 2002). Dentro del marco de la inteligencia adaptada o especializada se han propuesto dos sub-hipótesis relativas al tipo de presiones selectivas que han favorecido el desarrollo de unas capacidades cognitivas u otras: habilidades cognitivas para resolver problemas ecológicos, i.e., subhipótesis de la inteligencia ecológica o tecnológica (Milton, 1988; Byrne, 1996), y habilidades para resolver problemas planteados por el medio social, i.e., subhipótesis de la inteligencia social (Humphrey, 1976; de Waal, 1983; Byrne y Whiten, 1988).

2.2. Cognición física

En las últimas décadas, la hipótesis preponderante sobre la evolución de la neocorteza y la inteligencia en los primates es la que postula que ambos rasgos han evolucionado principalmente en respuesta a la presión selectiva debida a la necesidad de maximizar el forrajeo en hábitats complejos

(Menzel, 1997; Milton, 1981), hipótesis que a su vez se basó en el descubrimiento de que el aprendizaje y la memoria eran requisitos indispensables para forrajear de forma óptima (Stephens y Krebs, 1986). Así, muchas capacidades cognitivas probablemente evolucionaron en el contexto de forrajeo, el cual presenta problemas relacionados con la localización de los recursos en el espacio y en el tiempo y con la extracción de los mismos, así como desafíos para su consumo, como ocurre en el uso y la construcción de herramientas (Tomasello y Call, 1997; Call, 2000). De este modo, la “cognición física” estaría relacionada con el conjunto de habilidades o rasgos cognitivos que han evolucionado a modo de adaptaciones debidas a las presiones selectivas del ambiente ecológico. Los pioneros en el estudio de este tipo de inteligencia fueron Kohler (1917) y Piaget (1936). Posteriormente, a éstos se les unieron los estudios sobre los mapas mentales que utilizan los animales (Tolman 1948; Menzel 1978; Chamizo 1990) para registrar, por ejemplo, la localización espacial de los distintos tipos de alimentos, abrevaderos y dormideros, así como para el aprendizaje de las rutas y las rutinas de los predadores (Sigg y Stolba, 1981; Jolly, 1985). Luego vinieron otros estudios relacionados con cómo los individuos manipulan los recursos naturales de su entorno de un modo instrumental (como piedras, ramas y hojas), y cómo algunos son incluso capaces de fabricar sus propias herramientas (Beck, 1980; Jolly, 1985; Kummer y Godall, 1985). En la actualidad se incluyen otros aspectos relacionados con cómo los animales procesan la información concerniente al tiempo, al espacio (e.g., memoria espacial) (Gibson y Kamil, 2009, para una revisión), o a la información geométrica (Sutton, 2009) y al número (e.g., estimación de cantidades). Otros aspectos, como el uso de herramientas y el aprendizaje causal (ver Penn y Povinelli, 2007, para una revisión) han surgido o resurgido en importancia en la actualidad (Shettleworth, 2010). Como parte de esta revitalización de la importancia de la cognición física, algunos sectores científicos están defendiendo con nuevos estudios la hipótesis original, esbozada en los comienzos del estudio de la cognición animal, de que un incremento en la memoria de trabajo ha sido la principal capacidad responsable de catapultar las

habilidades cognitivas en los seres humanos, incluyendo la de viajar o proyectarse en el tiempo y, en consecuencia, planificar para el futuro. Esta capacidad sería la base, además, para construir el simbolismo humano y la expresión artística y, por tanto, la que finalmente sería responsable de generar una cultura creativa (Coolidge y Wynn 2009; Balter, 2010).

2.3. Cognición social

De forma paralela y no excluyente, algunos autores han propuesto que, además del medio ambiente físico, las presiones impuestas por el medio ambiente social provocadas por la tensión entre la cooperación y la competición con los demás miembros del grupo jugarían un papel igual o incluso más decisivo en la evolución de las habilidades cognitivas de las especies sociales, especialmente en la del ser humano, concebido por algunos como un animal “ultrasocial” (Tomasello, 1999). El estudio de estas habilidades cognitivas surgidas en respuesta a las presiones impuestas por el medio ambiente social, especialmente cuando éste es complejo, se ha convertido en uno de los campos más importantes de estudio en las últimas tres décadas (Shaffer, 1984; Gómez, 1990; Colmenares, 2009). Los ambientes sociales complejos que se pueden encontrar en algunos grupos de animales se caracterizan por presentar relaciones individualizadas entre sus miembros e interacciones bidireccionales en el sentido de que cada individuo es reactivo a la conducta del otro. Esto da lugar a un “laberinto social” en el que los individuos deben “navegar” eficazmente (e.g., Humphrey, 1976, 1988; Kummer, 1982; Whiten y Byrne, 1988; Colmenares, 2005), como ocurre en el caso de los primates, elefantes, hienas, y algunos cetáceos tales como los cachalotes y delfines, entre otros (ver de Waal y Tyack, 2003 para una revisión).

Por su parte, los análisis de las relaciones entre los sistemas de apareamiento y otras características sociobiológicas de los primates junto con la alometría de sus cerebros, apoyan

fuertemente la *hipótesis del cerebro social*, es decir, el argumento de que ha sido la creciente complejidad de la vida social en el transcurso de la evolución de los primates lo que ha propiciado el desarrollo de cerebros de mayor tamaño (relativo al peso corporal) y la aparición de nuevas o mayores y más complejas estructuras neuronales (Chance y Mead, 1953; Jolly, 1966; Humphrey, 1976; Dunbar et al., 1993, 1998; Dunbar y Shultz, 2007). A su vez, estos hallazgos van en la línea también de la hipótesis de la inteligencia maquiavélica (Whiten y Byrne, 1998), en el sentido de que los cerebros grandes (particularmente los de cortezas relativamente mayores) son necesarios para el procesamiento de información social compleja (pasada, presente e incluso futura), que requiere de acciones igualmente complejas. Estas conductas se manifestarían en forma de estrategias sociales que maximizarían el éxito reproductivo directo o indirecto (esto incluiría factores causales claves tales como la competencia intrasexual por conseguir una pareja y la intensidad de los vínculos de pareja), recurriendo para ello al uso de comportamientos agonistas o cooperativos, según lo que convenga y exija la situación (Whiten y Byrne, 1998; Dunbar y Shultz, 2007). Ejemplos de estos comportamientos serían la reconciliación y la consolación (de Waal y Roosmales, 1979), el apoyo (de Waal, 1987; Walters y Seyfarth, 1987) o el sabotaje social (Mondragon-Ceballos, 2001). Así, el área de la cognición social incluiría una gran diversidad de habilidades divididas en tres subconjuntos: a) habilidades “de comunicación” para manipular el comportamiento de los demás, b) habilidades de “aprendizaje social” para aprender cosas a partir de lo que hacen los demás y, finalmente, c) habilidades de “teoría de la mente” para predecir el comportamiento de los demás, es decir, capacidades cognitivas para razonar acerca de los estados psicológicos de los demás tales como sus objetivos, sus percepciones, intenciones y creencias (Tomasello y Call, 1997; 2003; Call, 2009). Por tanto, algunos aspectos que actualmente se incluyen en el estudio de la cognición social son el conocimiento social, es decir, qué es lo que los animales saben acerca de sus redes sociales y cómo es

que llegan a saberlo, la teoría de la mente, la imitación y otras formas de aprendizaje social, además de otros procesos de representación involucrados en la comunicación (Shettleworth, 2008).

2.4. Cognición cultural

El cuerpo del hombre se ha desarrollado a partir de una forma animal inferior bajo la ley de la selección natural; pero... poseemos facultades morales e intelectuales que bien pudieran no haberse desarrollado de esta manera, sino que deben tener otro origen. Alfred Wallace

Uno de los rasgos esenciales que más suelen citarse a la hora de caracterizar y distinguir a la especie humana de las demás especies animales y, por ende, de la evolución por selección natural darwiniana que los ha diseñado, es la existencia de una cultura que ha co-evolucionado con la biológica. Para poder responder a la necesidad de explicar la singularidad o especificidad de la especie humana con respecto a sus habilidades cognitivas, muchas de las cuales se muestran muy superiores a las del resto de los grandes simios, se han desarrollado muchos trabajos en los últimos años tanto, en el campo de la cognición física como en el de la social. Una de las hipótesis que ha cobrado más fuerza para explicar el gran salto de la especie humana, en muy corto espacio de tiempo, tanto evolutivo como histórico, es la llamada *hipótesis de la inteligencia cultural*, compatible con la hipótesis social o maquiavélica, pero añadiendo la cultura como elemento singular y, por tanto, idiosincrásico de la especie humana. Así, como un derivado de la hipótesis de la inteligencia social, la hipótesis de la inteligencia cultural esbozada originalmente por Vygotsky en 1978 y posteriormente propuesta y defendida por Tomasello (1999) y apoyada en la actualidad por diversos trabajos (e.g., Whiten & van Schaik 2007; Hermann et al., 2007; Van Schaik & Burkhardt 2011) postula que la especie humana ha desarrollado capacidades cognitivas particulares para resolver de forma eficiente los problemas que

plantea su naturaleza “ultrasocial”, una de cuyas manifestaciones más significativas es la formación de grupos culturales muy diversos (Tomasello, 1999). De este modo, los humanos han desarrollado habilidades socio-cognitivas especializadas para poder vivir e intercambiar información en grupos culturales, y es esta dimensión colectiva, que se desarrolla en fases muy tempranas, la que dotaría al ser humano de habilidades cognitivas muy superiores a las de las demás especies. Así, los niños, por el hecho de crecer dentro de un grupo cultural, se beneficiarían de las habilidades y del conocimiento adquirido y desarrollado por el resto de la especie, accediendo con ello al uso de herramientas y símbolos, incluido el lenguaje, que se convierten, a su vez, en propulsores de nuevas formas de cognición que serían imposibles sin ellos.

La propuesta de Tomasello y colaboradores consiste en señalar que la diferencia fundamental entre la cognición humana y la que existe en las demás especies animales es la capacidad cognitiva de participar con otros en actividades de colaboración, con intenciones y objetivos compartidos (Tomasello, 1999; Call, 2009). Estas habilidades socio-cognitivas no solo incluirían capacidades para la interpretación de la conducta de los demás y de aprendizaje cultural (tales como el aprendizaje imitativo), sino que también incluirían capacidades a modo de preadaptaciones motivacionales específicas de la especie que son fundamentales para compartir con otros seres humanos tanto los estados psicológicos como los conocimientos. Estas predisposiciones, que no son el resultado de la cultura, son responsables de la evolución cultural, es decir, de la creación y del uso de símbolos lingüísticos, además de la elaboración de normas sociales y creencias individuales para el establecimiento de instituciones sociales. Estas habilidades socio-cognitivas proporcionarían así la clave para entrar en el mundo de la cultura, lo que permite a los humanos desarrollarnos en todos los demás dominios cognitivos (Tomasello, 1999).

Con el objetivo de realizar un contraste sistemático de la hipótesis de la inteligencia cultural, se diseñó y desarrolló The Primate Cognition Test Battery (PCTB) o Batería de Test Cognitivos para

Primates (Hermann, Call, Hernández-Lloreda, Hare y Tomasello, 2007). La batería, compuesta por una muestra amplia de tests cognitivos específicamente diseñados para medir las habilidades cognitivas en los dominios físico y social en distintas especies de primates, está compuesta por seis escalas, 3 de cognición física (Espacio, Cantidad y Causalidad) y 3 de cognición social (Comunicación, Aprendizaje Social y Teoría de la Mente). Estas escalas están formadas, a su vez, por diferentes subescalas. La escala Espacio comprende las subescalas de *memoria espacial*, *permanencia del objeto*, *rotación* y *transposición*. La escala Cantidades incluye las subescalas *números relativos* (discriminación entre cantidades) y *números aditivos* (capacidad de realizar pequeñas sumas). La escala de comunicación incluye tres subescalas: *comprensión* (entendimiento de gestos de señalar), *señalar hacia* y *atención* (entendimiento de estados atencionales). La escala de Teoría de la Mente incluye las subescalas *seguir la mirada* e *intenciones* (comprensión de las intenciones de los otros). Los resultados de la aplicación de la batería a una muestra de 106 chimpancés, 32 orangutanes y 105 niños de 2½ años de edad aportaron información novedosa en apoyo de la hipótesis de la inteligencia cultural, constituyendo el inicio de una vía estandarizada para poder explorar de forma sistemática las habilidades cognitivas de otras especies (de primates y no primates), lo que proporcionará el tipo de información que es necesaria para reconstruir tanto la evolución biológica como cultural de la cognición humana.

3. Cognición en los mamíferos marinos

“The Cetaceans hold an important lesson for us. The lesson is not about whales and dolphins, but about ourselves. There is at least moderately convincing evidence that there is another class of intelligent beings on Earth beside ourselves. They have behaved benignly and in many cases affectionately towards us. We have systematically slaughtered them. Little reverence for life is evident in the whaling industry - underscoring a deep human failing... In warfare, man against man, it is common for each side to dehumanize the other so that there will be none of the natural misgivings that a human being has at slaughtering another...” Carl Sagan

En relación con el tamaño y complejidad del cerebro de los cetáceos, existen algunos datos que sugieren que los delfines y otros cetáceos poseen una complejidad cognitiva elevada (ver Marino et al., 2007 para una revisión). Los estudios de cetáceos tanto en vida silvestre como en condiciones controladas han puesto de relieve que estos poseen capacidades cognitivas sofisticadas, sugiriendo la existencia de notables similitudes cognitivas con los primates, incluidos los seres humanos. Por ello, los mamíferos marinos constituyen animales clave en el estudio de fenómenos de convergencia evolutiva con los primates humanos y no humanos a niveles comportamental y cognitivo, ya que ambos taxones, pese a haber evolucionado en ambientes tan distintos como pueden ser al acuático y el terrestre, han desarrollado habilidades cognitivas y organizaciones sociales en gran medida análogas, lo que los convierte en animales muy importantes para el estudio específico de la cognición. Precisamente, debido a que sus características sociales, cognitivas y de desarrollo no pueden ser atribuidas a una historia filogenética común con los seres humanos y demás primates, los mamíferos marinos ofrecen una ventana clave para explorar las condiciones sociales y ambientales que pueden haber favorecido la evolución convergente de formas complejas de comportamiento social y cognitivo.

Los datos más importantes sobre las capacidades cognitivas de los cetáceos provienen de estudios realizados en condiciones controladas, llevados a cabo casi exclusivamente en una única especie, el delfín nariz de botella o delfín mular (*Tursiops truncatus*) (para una revisión véase Herman, 2010; Kuczaj, Gory, y Xitco, 2009; Marino et al., 2007). A pesar de que se ha dispuesto de una gran variedad de especies de mamíferos marinos en cautividad desde hace más de 150 años (Samuels y Tyack, 2000), de las que alrededor de 35 son diferentes especies de cetáceos (May, 1998), aún desconocemos cuáles puedan ser sus habilidades cognitivas.

Además, la mayoría de estos estudios provienen principalmente de 34 años de investigación realizada por Louis Herman y colaboradores con cuatro delfines en su laboratorio ubicado en Honolulu, Hawai (Herman, 2010). Este laboratorio fue pionero, además, en los estudios de lenguaje en los delfines, presentando evidencia sobre la capacidad de los delfines de comprender instrucciones novedosas a través del aprendizaje de un lenguaje artificial basado en signos, tanto visuales como acústicos, y de aprender oraciones de hasta cinco palabras cuya interpretación requería el procesamiento tanto semántico como sintáctico, ambas características esenciales del lenguaje humano. A modo de resumen, como resultado de todos los trabajos realizados por Herman y colaboradores, los delfines demostraron poseer capacidades cognitivas de gran complejidad tales como: la comprensión de representaciones simbólicas de objetos y también de acontecimientos (conocimiento declarativo); la comprensión de cómo funcionan los objetos o cómo manipularlos (conocimiento procedimental); la comprensión de las actividades, las identidades y los comportamientos de los demás (conocimiento social) y, finalmente, la comprensión de las actividades, la identidad y los comportamientos propios (conocimiento de sí mismos).

Por otro lado, sus parientes mamíferos que también se han readaptado al ambiente acuático, los pinnípedos, taxón que incluye las focas, los leones marinos y las morsas, son aún más desconocidos

en cuanto a su vida social y sus características cognitivas, siendo el león marino californiano prácticamente el único pinnípedo en el que se han realizado estudios cognitivos (ver Schusterman y Kastak, 2002, para una revisión). A diferencia de los delfines, que son totalmente acuáticos, los pinnípedos poseen un estilo de vida anfibio, son menos longevos, presentan una organización social menos compleja, y sus cerebros tienen un tamaño menor en relación con el tamaño de sus cuerpos. A pesar de ello, algunas especies de pinnípedos han mostrado indicios de comportamiento inteligente, como se refleja, por ejemplo, en su facilidad para ser entrenados en los acuarios y en su capacidad para engañar a los pescadores y robarles sus capturas (Schusterman et al., 2002). De esta forma, consideramos que la investigación comparada de delfines y pinnípedos constituye un importante complemento para analizar con mayor detalle fenómenos de convergencia evolutiva y las presiones ambientales responsables.

3.1. Cognición física en los mamíferos marinos

En cuanto a las presiones impuestas por el medio ambiente físico que pueden haber influido en la evolución de las capacidades cognitivas de los mamíferos marinos, conviene plantearse la pregunta acerca de cómo estas presiones pueden haber influido en el tamaño y, sobre todo, en la complejidad del órgano responsable de su cognición, el cerebro. A este respecto se ha sugerido que el elevado tamaño cerebral de los mamíferos marinos y, en particular, de los cetáceos, puede haber sido favorecido por variables ecológicas tales como la temperatura del agua o las características asociadas al tipo de alimento y las dinámicas de forrajeo.

En cuanto a la temperatura del agua, la *hipótesis de la termorregulación* postula que tanto el tamaño corporal como el tamaño y complejidad de sus cerebros (gran cantidad de células gliales y la existencia del fenómeno de sueño uni-hemisférico, ver Lyamin et al., 2008 para una revisión) han

evolucionado como una adaptación para contrarrestar la pérdida de calor en el agua y así regular la temperatura de forma efectiva (Manger, 2006).

En lo que respecta a la alimentación, se ha propuesto que el crecimiento del cerebro podría haber sido favorecido por la riqueza energética que contiene el alimento marino consumido por estos y por la distribución espacial y temporal de los cardúmenes de peces. Como consecuencia de este último factor habrían surgido las tácticas idiosincrásicas que son utilizadas para extraer estas presas, las cuales, dada la considerable cantidad de aprendizaje comprometido y, por ende, de demandas cognitivas que éstas deben requerir, serían responsables del gran tamaño y complejidad de sus cerebros (Connor y Mann, 2006).

Relacionado también con la función de obtención del alimento, especialmente en el caso de los odontocetos (cetáceos dentados), se sabe que éstos utilizan un sofisticado sistema de sonar biológico denominado ecolocalización (Au, 1993; Thomas et al., 2004), y algunos autores han sugerido que es justamente este sistema el que ha promovido el incremento de su neocortex. Esta hipótesis está parcialmente sustentada por el incremento en la encefalización que se ha documentado en el registro fósil de los cetáceos en cuanto a la arquitectura craneal y a la estructura del oído interno que sustenta el sistema de ecolocalización (Fleischer, 1976; Marino, 2007).

Algunos autores defienden que son justamente las exigencias cognitivas asociadas al uso de la ecolocalización (e.g., Manger, 2006) las que han impulsado el desarrollo del tamaño del cerebro y en particular del neocortex en los delfines, con solo una capacidad marginal para el procesamiento cognitivo mas complejo (e.g., Wood, 1973). Herman (2010) rechaza este argumento señalando que los murciélagos, que también tienen la habilidad de ecolocalizar, poseen, sin embargo, cerebros muy pequeños en relación con su tamaño corporal (recientemente, Knörnschild et al., [2010] han descubierto que los murciélagos son capaces de aprender por imitación, un hallazgo que apoyaría la

asociación entre el sistema de ecolocalización y la emergencia de habilidades cognitivas más complejas.)

En relación con las habilidades cognitivas en el dominio de la cognición física sobre las que se ha presentado evidencia en los delfines, se pueden señalar las siguientes: memoria a corto plazo (o de trabajo) bien desarrollada, tanto para estímulos auditivos como visuales, además de buena capacidad para el aprendizaje discriminativo y de ajuste al prototipo (prototype matching) (veáse Herman, 2010 para una revisión). Otros grupos de investigación han complementado los trabajos realizados por Herman descubriendo otros aspectos de la cognición física de los delfines. Así, se ha presentado evidencia sobre la capacidad de dos delfines de diente áspero o rugoso (*Steno bredanensis*) de producir respuestas creativas, ya que fueron capaces de ser entrenados a recibir un premio (pescado) solamente cuando creaban una conducta nueva (Pryor, Haag, y O'Reilly, 1969). Relacionado con esta capacidad para crear respuestas y comportamientos novedosos, los delfines y las belugas han mostrado habilidades para crear juegos complejos, ya que ambas especies también son capaces de jugar a “hacer anillos de burbujas” (veáse McCowan et al., 2000, para una revisión). De forma complementaria, se ha documentado en vida silvestre la utilización de herramientas, por ejemplo el uso, en un único grupo de delfines nariz de botella, de esponjas marinas, que son enroscadas en su hocico para evitar heridas en el proceso de buscar y capturar alimento (Mann et al., 2008).

En cuanto a las habilidades de cognición física en los pinnípedos, los resultados obtenidos en leones marinos aportan indicios de poseer una excelente memoria de trabajo y a largo plazo tanto para eventos específicos como para relaciones y conceptos aprendidos previamente, algunos de los cuales incluso fueron retenidos pasados el período sorprendente de diez años (Reichmuth Kastak y Schusterman, 2002). De igual modo, los estudios más recientes que se han realizado en el laboratorio han demostrado que los pinnípedos, al igual que los primates (incluyendo los humanos), organizan los inputs multimodales (visuales, auditivos y olfativos) en “clases equivalentes” de estímulos, lo que

les permite interpretar, predecir y responder apropiadamente a las consecuencias de los eventos, incluso cuando esta información es presentada de forma fragmentada (Lindemann, Reichmuth-Kastak y Schusterman, 2006).

3.1.1. Cognición física: estimación relativa de cantidades

La capacidad de hacer estimaciones relativas de cantidades debe tener un valor adaptativo para hacer frente a algunos de los retos ecológicos y sociales a los que se enfrentan muchos animales (Shettleworth, 2010), por ejemplo, en la estimación de las estrategias más eficientes para la búsqueda de alimento, para el apareamiento, para el cuidado de los jóvenes y para competir y cooperar con los congéneres (Tomasello y Call, 1997; Hauser, 2005). Existe evidencia de que una gran variedad de especies poseen habilidades cuantitativas sin estar claro cuáles son los mecanismos cognitivos que subyacen a esta capacidad. En el pasado, se sugirió que mecanismos de evaluación perceptivos como la subitización (subitizing) (Davis y Pérusse, 1988) o el ajuste al prototipo (prototype matching) (Thomas, 1992) podrían ser suficientes para dar cuenta de algunos de los primeros resultados. Sin embargo, esta propuesta ha sido rechazada ya que no explica resultados de discriminaciones entre cantidades que están por encima del rango de subitización (3 a 4 objetos) (Dooley y Gill, 1977), ni tampoco los resultados positivos de sujetos que son capaces de distinguir entre conjuntos que se presentaron de forma secuencial, es decir, cuando los dos pares de cantidades nunca fueron visualmente accesibles al mismo tiempo (e.g., Beran, 2001, Call, 2000, Hanus y Call, 2007). Se han propuesto dos mecanismos alternativos principales que van más allá de un proceso de comparación meramente perceptivo para explicar los resultados obtenidos en estos estudios experimentales, el llamado *modelo “object file”*, que se interpreta como un mecanismo digital, (Uller, Carey, Huntley -

Fenner & Klatt, 1999), y el que se conoce como *modelo del acumulador (accumulator model)*, que se interpreta como un mecanismo analógico (Meck y Church, 1983).

De acuerdo con el *modelo "object file"*, la capacidad para operar con cantidades se apoya en representaciones mentales (simbólicas) del conjunto de objetos visuales. Cada elemento de un conjunto de ellos se archiva individualmente, como una ficha mental. Por tanto, este mecanismo almacena en la memoria a corto plazo tantos archivos de objetos (fichas mentales) como objetos se encuentren en los conjuntos (Uller et al., 1999; Wiese, 2003). El *modelo object file* proporciona una representación precisa de las cantidades, sin embargo, está limitada a pequeñas cantidades (inferiores a 3 o 4) (Uller et al., 1999). En resumen, el *modelo object file* constituye "un sistema digital preciso de representación de cantidades pequeñas".

De acuerdo con el *modelo del acumulador*, el animal tendría dos representaciones analógicas y aproximadas (burdas) de las cantidades de dos conjuntos. El grado de superposición entre estas dos representaciones determinará la probabilidad de que las diferencias, o la magnitud relativa de cada una, se puedan detectar. Así, según el *modelo del acumulador*, los animales no pueden discriminar números absolutos o etiquetar a cada objeto por separado, sin embargo, pueden reconocer cantidades por medio de una representación analógica acumulada, la acumulación de cantidades continuas en proporción al número de elementos cuantificados (Meck y Church, 1983). Esto es, las cantidades discretas se pueden representar como magnitudes mentales que pueden ser vistas como una representación analógica de las cantidades discretas que son percibidas. En este sentido, la discriminación entre números empeora a medida que crece la magnitud que representan, porque disminuye la distancia subjetiva entre los mismos. En este caso se postula que la discriminación se ajusta a la ley de Weber. Este tipo de discriminación, por tanto, no implica un conteo de las cantidades, sino que depende del ratio entre sus magnitudes y no de la diferencia de sus valores absolutos. Aunque la representación analógica de la magnitud del *modelo del acumulador* es bastante

poco precisa, debido a que la exactitud en la discriminación disminuye cuando las cantidades son cada vez mayores (cuando las diferencias absolutas se mantienen constantes), puede, sin embargo, operar con conjuntos que posean grandes cantidades de elementos, ya que no tiene un límite a priori como el que sí tiene el *object file* (Dehaene, 2001; Gallistel, y Gelman, 2000). En resumen, el *modelo del acumulador* sería “un sistema analógico de representación numérica aproximada”.

Finalmente, aunque el *modelo del acumulador* se ha propuesto para explicar el comportamiento de diversos animales, especialmente de primates no-humanos (Cantlon y Brannon, 2006; Flombaum, Junge y Hauser, 2005) y de humanos, tanto en adultos como en infantes menores de un año (Féron, Gentaz y Streri, 2006; Xu, Spelke y Goddard, 2005; Xu y Arriaga, 2007), la mayoría de los investigadores están de acuerdo en que ambos tipos de representaciones, la analógica y la digital, se podrían utilizar en el razonamiento numérico temprano, aunque aún no hay acuerdo sobre su alcance (Dehaene, 2001; Carey, 2001; Wiese, 2003). Estas discrepancias ponen de manifiesto que el problema relacionado con la naturaleza de los sistemas cognitivos subyacentes es un asunto no resuelto y, sin embargo, fundamental en el estudio de los mecanismos homólogos o análogos que poseen las especies que varían ampliamente en sus condiciones ecológicas para hacer frente a problemas relacionados con la numerosidad (Uller, 2008).

3.2. Cognición social en los mamíferos marinos

A pesar de que sólo recientemente se han comenzado a identificar las demandas del medio social a las que los delfines deben hacer frente en su hábitat natural, muchos investigadores ya postulan que la evolución de las capacidades cognitivas de los cetáceos es probable que hayan sido promovidas por la necesidad de gestionar eficazmente el ambiente social complejo en el que se desenvuelven (Marino et al., 2007). Estas demandas, similares a las de los primates, serían las que finalmente

favorecerían el desarrollo y uso de habilidades de inteligencia social (Herman, 2010; Connor y Mann, 2006; Tschudin, 2006). Este mundo social incluiría el aprendizaje social en diversas instancias tales como el uso y mímica de silbidos idiosincrásicos de cada individuo a modo de “firma” personal, los denominados “silbidos firma” (*signature whistles*) (Janik, 2000; Janik, Sayigh, y Wells, 2006); comportamientos organizados sincrónicamente y alimentación colaborativa (e.g., Duffy-Echevarria, Connor, y St. Aubin, 2007), comportamientos reproductivos (Connor, 2007; Connor et al., 2006), enseñanza de estrategias de alimentación a las crías (Bender, Herzing, y Bjorklund, 2009; Rendell y Whitehead, 2001) y posible transmisión vertical (de la madre a la cría) del uso de herramientas (Krützen et al., 2005). Además, los delfines, como los humanos (ver Harcourt, 1992), son capaces de formar alianzas de primer y de segundo orden (Connor et al., 1999), lo cual indica que la hipótesis de la inteligencia maquiavélica muy bien podría aplicarse también a los delfines (Connor y Mann, 2006). Como apoyo a esta hipótesis, los estudios que relacionan las presiones sociales en los mamíferos marinos y su relación con el tamaño y la complejidad cerebral han encontrado resultados similares a los hallados en primates, por ejemplo que el tamaño relativo de la corteza es un buen predictor de la media del tamaño del grupo social y también del máximo de agregación grupal en los delfines (Tschudin, 1999). Esto ha sido complementado por el descubrimiento de que el cociente de encefalización (EQ) está correlacionado con el tamaño del grupo familiar (denominado comúnmente “pod”) en los delfines (Marino, 1996). Así, para muchos investigadores todas estas características del comportamiento de los delfines, tales como la formación de alianzas, un cuidado parental prolongado (que puede durar varios años) y una sociedad de tipo fusión-fisión, son claramente comparables a lo que se ha documentado en los primates (e.g., Bearzi y Standford, 2007; Connor et al., 1992; 2000; Whitehead y Mann, 2000).

Estos paralelismos obtenidos en los estudios de campo de delfines y primates también se han encontrado cuando se han comparado el grado de complejidad y las habilidades de cognición social

que poseen los mismos. Así, por ejemplo, Herman (2002) presenta evidencia a través de estudios realizados en condiciones controladas, de que los delfines son capaces de sincronizarse conductualmente (dos delfines actuando al mismo tiempo), tanto para comportamientos dirigidos por el propio entrenador, como para comportamientos seleccionados y elegidos por los mismos delfines. Otros estudios relacionados con habilidades cognitivas sociales de mayor complejidad concluyeron que los delfines entienden la función referencial del gesto humano de señalar con el dedo (*pointing*) (Herman, 2010). Asimismo existe evidencia de que poseen la capacidad para escuchar e inspeccionar las señales de ecolocalización de un objeto emitidas por otros delfines, pudiendo con ello prestar atención e incluso reorientarse gracias a las señales emitidas por otro individuo, una capacidad que podría estar relacionada con la llamada “teoría de la mente” o atribución de estados mentales a otro individuo (pensar acerca de lo que otros pueden estar pensando) (véase Herman, 2010 para una revisión).

Todas estas evidencias observacionales y experimentales han llevado a plantear que de forma similar a lo que formula la hipótesis de la inteligencia social para los primates, en los delfines ésta también habría surgido en respuesta a las presiones sociales y a los requisitos implicados en el funcionamiento eficaz dentro de una sociedad compleja, caracterizada por la comunicación y colaboración, así como por la competencia entre los miembros del grupo (Herman, 1980; Connor, 1992; 2007). Esta idea de que los delfines, al igual que los primates, deberían contemplarse como un grupo zoológico que potencialmente podría poseer un alto grado de inteligencia social, posiblemente por convergencia evolutiva, cobra vital importancia a la hora de poner a prueba la hipótesis que plantea que la evolución de las capacidades cognitivas en los mamíferos marinos (al menos en los delfines) más que ser provocada por las demandas ecológicas del medio ambiente físico, en gran parte han sido también el resultado de demandas sociales similares a las que se han enfrentado los primates (Marino et al., 2007; Herman, 2010, Connor y Mann, 2006; Tschudin, 2006). Si esto es así,

cabría esperar que los cetáceos mostraran un desempeño comparable, tanto en tareas sociales como en tareas de cognición física, con el encontrado en los primates.

En cuanto al dominio de la cognición social en los pinnípedos, en particular los leones marinos, hasta la fecha carecemos casi por completo de estudios equivalentes que nos permitan comparar dichas capacidades con los delfines ya que este grupo de mamíferos marinos ha sido estudiado casi exclusivamente en relación con sus capacidades de cognición física.

Finalmente, los estudios realizados tanto en delfines como en leones marinos se han centrado en un conjunto de capacidades concretas, utilizando tareas diferentes, en diferentes muestras de individuos, y ello ha complicado las comparaciones tanto entra- como inter-específicas. Así, muchas de las pruebas de cognición física y social aplicadas a primates humanos y no humanos, incluidas las pruebas específicas del PCTB, no han sido utilizadas con cetáceos y menos aún con pinnípedos.

3.2.1. Cognición social: Imitación e imitación al comando “Haz lo que el otro hace”

La imitación, entendida como el aprendizaje social en el que el individuo reproduce los comportamientos que ha observado en un modelo de su especie o de otra especie al que ha estado expuesto, a menudo se ha considerado una forma "especial" de aprendizaje social (por ejemplo, Whiten 1998) y con frecuencia ha sido propuesta como el mecanismo central que media en la reproducción, la difusión, la transmisión intergeneracional y la estabilización de los productos culturales humanos (Gergely y Csibra, 2006; Tomasello, 1999). La pregunta acerca de si esta capacidad también podría estar presente en los animales no humanos ha sido una cuestión de debate desde el establecimiento de la psicología como ciencia hasta nuestros días (véase Caldwell y Whiten 2002, para su revisión). Desde los comienzos de este debate los investigadores han distinguido diferentes tipos de imitación, lo que ha llevado a disputas acerca de qué tipo de mecanismos

(procesos) se pueden definir e interpretar correctamente como genuina imitación y, a partir de aquí, la extensión de hasta qué punto los animales no humanos poseen la capacidad de imitar y, por ende, de generar tradiciones que podrían denominarse “culturales” (e.g., Heyes 1993; Visalberghi y Frigaszy, 1990; Byrne y Russon, 1998; Call y Tomasello 1995; Tomasello, 1999; Zentall 2006; Whiten et al., 2006; Call y Carpenter, 2009). Así, por ejemplo, si la observación de un modelo sólo aumenta la frecuencia relativa de que se realice una acción que ya estaba previamente en el repertorio del animal, entonces esto se designa como “facilitación social” de la respuesta y no cómo mímica propiamente (Byrne y Russon, 1998). En un intento de integrar todas estas diversas definiciones y trascender este debate, Carpenter y Call (2009) proponen que el observador de una acción (realizada por un demostrador) potencialmente tiene la posibilidad de procesar cuatro fuentes de información distintas: acciones, resultados, objetivos y contexto. En función de los elementos que sean copiados en una situación de interacción social hablaríamos de diferentes tipos de “imitación” o “aprendizaje social”: mímica (copia de la acción); emulación (copia del resultado); emulación del objetivo (copia del objetivo); aprendizaje imitativo (copia de la acción, resultado y objetivo), etc.

Estas distinciones son de suma importancia ya que la copia fiel del comportamiento efectuado por un “demostrador” a través de la imitación no solamente lleva a la conformidad o uniformidad del grupo en un momento dado sino que también posibilita la acumulación de las modificaciones a través del tiempo (i.e., *the ratchet effect* o efecto trinquete) (Tomasello 2009). Así entendida, para muchos la demostración más convincente de imitación implica la copia de otra acción "en ausencia de cualquier información anexa (por ejemplo, los resultados)". Si el comportamiento del "demostrador" copiado por el "observador" es novedoso, es decir, no pre-existe en el repertorio conductual del observador, se suele utilizar el término de “imitación productiva” (Byrne y Russon 1998; Byrne 2002). Este tipo de imitación, también conocida como “imitación compleja” (Heyes en prensa), “aprendizaje por imitación” (Tomasello, 1996), o “verdadera imitación” (Zentall 2006), se

cree que refleja el funcionamiento de procesos cognitivos complejos (véase Zentall 2006), y puede acarrear importantes consecuencias funcionales, incluyendo la transmisión no genética de información que potencialmente mejore la eficacia productiva (*fitness*), lo que puede impulsar, a su vez, la diferenciación intergrupal y la transmisión intragrupal de las tradiciones locales.

En la actualidad, estas distinciones en cuanto a qué elementos constituyen y caracterizan verdaderamente a la capacidad de imitación han cobrado nueva importancia debido al desarrollo de las neurociencias y el descubrimiento de las neuronas espejo (Iacoboni et al., 1999; Rizzolatti y Luppino, 2001). Este descubrimiento ha llevado a plantear la “hipótesis adaptativa” según la cual estas neuronas serían una adaptación favorecida por la selección natural para comprender las acciones de los demás (e.g., Rizzolatti y Arbib, 1998; Rizzolatti y Craighero, 2004). A la luz de la evidencia neurológica, parece que la capacidad de imitación juega un rol crucial en la adquisición y la producción del lenguaje (Rizzolatti & Arbib, 1998), proponiéndose incluso como una de las innovaciones clave en el proceso evolutivo que llevó al desarrollo del lenguaje humano (Aboitiz et al., 2005). A partir de estos hallazgos recientes se ha postulado que los mecanismos cerebrales que sustentan la imitación, tales como las neuronas espejo, fueron cruciales para “el gran salto adelante” en la evolución humana que llevó finalmente a la emergencia de *Homo sapiens* (Arbib, 2002; Ramachandran, 2000). Frente a la hipótesis adaptacionista, recientemente ha sido propuesta la llamada “hipótesis asociativa”, que postula que las neuronas espejo son producto del aprendizaje asociativo, es decir, que surgen en respuesta a un condicionamiento de tipo pavloviano (Heyes, 2001, 2005). Este planteamiento cuestionaría en cierto modo el papel de las neuronas espejo y la capacidad de imitación como mecanismo exclusivo de algunas especies producto de la adaptación al medio social. De ahí la importancia de dilucidar entre estas dos hipótesis alternativas y todas estas distinciones en relación a “qué” constituye y “cómo” debe estudiarse la imitación.

Uno de los procedimientos más convincentes de la imitación de producción es la imitación a partir de un comando o señal específica para ello (denominada “imitating on command” o “Do as I do”) (Call y Carpenter 2009), debido a que es una forma importante de control para separar el componente de acción de la copia de los resultados mediante la presentación de acciones que no producen cambios en el ambiente, tales como los gestos corporales (Hayes y Hayes, 1952). Los estudios comparativos de esta capacidad de imitación en animales no humanos se han centrado principalmente en los grandes simios (véase Carpenter y Call, 2009; Carrasco et al., 2010), sin embargo, los cetáceos son candidatos para mostrar aprendizaje por imitación, ya que han surgido en escenarios socio-ecológicos que han favorecido la evolución de un cerebro grande, una sociabilidad compleja y tácticas de caza coordinadas. La supuesta capacidad de imitación de las orcas está basada en anécdotas y observaciones en el medio natural y, hasta la fecha, no hay evidencia experimental de la capacidad de imitación en esta especie.

4. Objetivos

4.1. Objetivo general

El objetivo general (y a largo plazo) de la investigación sobre la cognición en mamíferos marinos es evaluar las mismas capacidades cognitivas que ya han sido medidas tanto en niños como en primates no humanos con la Batería de Test Cognitivos para Primates (PCTB) (Hermann, Call, Hernández-Lloreda, Hare y Tomasello, 2007). Para ello, se pretende llevar a cabo una serie de estudios experimentales sobre cognición física (gestión del mundo físico) y social (gestión del mundo social) en diferentes especies de mamíferos marinos. Este proyecto pretende validar una herramienta de evaluación de las capacidades cognitivas en mamíferos marinos que permita explorar de forma

sistemática y estandarizada fenómenos de convergencia evolutiva que arrojen luz sobre la naturaleza de la cognición humana.

Aunque la batería puede ser aplicada a un gran número de especies de primates (con ciertas adaptaciones), su directa aplicación a otras especies más alejadas resulta inviable, por lo que se necesita un proceso importante de adaptación de las tareas y procedimientos a las características de cada especie. En el caso de los mamíferos marinos, especialmente los cetáceos, contamos con un medio, el acuático, con grandes diferencias con respecto al de los grandes simios y al de los humanos. Esto, unido a las diferencias anatómicas entre estas especies, hace que el proceso de adaptación, laborioso en cualquier caso, presente dificultades añadidas. En este contexto, por tanto, es necesario adaptar tanto las tareas como los protocolos experimentales, de forma que se generen tareas que, midiendo la misma capacidad, presenten validez ecológica para la especie en cuestión. Así, el objetivo general a alcanzar en este proyecto de investigación consiste en la adaptación de la Batería de Tests Cognitivos Para Primates (PCTB) para su aplicación a mamíferos marinos. Este objetivo general requiere de muchos años de trabajo, por lo que el trabajo presentado es solo una parte de dicha tarea. La meta propuesta para este doctorado consistió en la selección de las primeras tareas basada en su viabilidad y relevancia teórica y la puesta a punto de los protocolos y paradigmas experimentales para su adaptación y aplicación a mamíferos marinos en condiciones controladas.

4.2. Objetivos Específicos

En la presente tesis doctoral se propuso como objetivo específico y central comenzar con la adaptación de una primera escala extraída de la PCTB para cada dominio (el físico y el social) en tres especies de mamíferos marinos. Para ello en el campo de la cognición física se estudiaron las habilidades cuantitativas, en concreto, de estimación relativa de cantidades (ERC) y sus mecanismos

subyacentes, en el león marino sudamericano (*Otaria flavescens*), la beluga (*Delphinapterus leuca*) y el delfín mular (*Tursiops truncatus*). En el campo de la cognición social se abordó el aprendizaje social, en concreto la capacidad de imitación a través de la prueba “imitación al comando” o “haz lo que el otro hace” en orcas (*Orcinus orca*).

Las pruebas de cognición física y social elegidas para su adaptación en primer lugar, tienen el objetivo de medir capacidades cognitivas representativas (claros exponentes) de cada uno de los dos dominios de la cognición, el físico por un lado y el social por el otro. Así, las habilidades numéricas para la estimación de cantidades forman parte de habilidades para adaptarse al mundo físico y las habilidades de prestar atención y copiar los comportamientos de los demás responden a las presiones para adaptarse al mundo social. Los resultados obtenidos, por tanto, en cada una de estas dos pruebas nos permiten realizar comparaciones preliminares con los primates y otros grupos de animales en cuanto a las posibles semejanzas y diferencias evolutivas que pudieran existir en ambos dominios de la cognición.

Finalmente, cabe destacar que al seleccionar estas dos pruebas, los tests de este estudio coinciden, más de un siglo después, con los objetivos planteados en los primeros experimentos que se realizaron en psicología comparada, los cuales, en un intento de dar mayor objetividad a las conclusiones derivadas de la inferencia a partir de anécdotas recopiladas por Darwin y Romanes, tomaron como punto de partida el problema de si los animales no humanos podían contar (Romanes, 1889) e imitar, en el sentido de "aprender a hacer y hacerlo por ver lo que se hizo" (Thorndike, 1898, p 50). Ambas preguntas, por tanto, son las dos más antiguas en el estudio experimental de la cognición animal, es decir, desde la fundación de la psicología como ciencia (véase Boakes, 1989; Galef, 1988, para su revisión). Ambas continúan siendo objeto de debate e investigación.

En el dominio de la cognición física, se abordan las habilidades cuantitativas y sus mecanismos subyacentes en tres mamíferos marinos, un pinnípedo, el león marino sudamericano (*Otaria flavescens*), y dos cetáceos, la beluga (*Delphinapterus leucas*) y el delfín mular (*Tursiops truncatus*). Se trata del primer trabajo que investiga estas habilidades en un pinnípedo y en la beluga, además de ser pionero en explorar esta capacidad a través de la modalidad de presentación sucesiva en el delfín nariz de botella y en hacerlo en una modalidad no visual a través del uso del sistema ecolocalización en un cetáceo. Así, se utilizaron tres procedimientos para determinar si estas especies, en ausencia de entrenamiento, eran capaces de: 1) hacer estimaciones relativas de cantidades, es decir, si pueden discriminar y seleccionar el mayor de dos conjuntos de cantidades y 2) realizar esta discriminación sobre la base de representaciones mentales.

En el primer procedimiento (P1) se presentaron de forma *simultánea* dos conjuntos con distintas cantidades, de modo que las cantidades de cada conjunto podían compararse directamente (ambos conjuntos podían percibirse visualmente y simultáneamente en el momento en el que tenían que hacer la elección). Además, en las belugas se utilizó una variante no visual, la ecolocalización. En el segundo procedimiento (P2), los dos conjuntos con distintas cantidades se presentaron de forma *sucesiva*, por lo que la totalidad de los ítems nunca estuvo visualmente disponible en el momento de la elección. En el tercer procedimiento (P3), los dos conjuntos con distintas cantidades se presentaron de forma *secuencial*, elemento por elemento, y la totalidad de los ítems nunca estuvo visualmente disponible, ni durante el experimento, ni en el momento de la elección. Para cada condición se analizó el efecto de la ratio, la diferencia entre las cantidades y el número total de elementos presentados.

Los objetivos relacionados con la cognición física fueron los siguientes:

1. Determinar si los mamíferos marinos, en ausencia de entrenamiento, son capaces de hacer estimaciones relativas de cantidades, es decir, si pueden discriminar y seleccionar el mayor de dos conjuntos que contienen un número variable de elementos.
2. Determinar si esta discriminación se puede hacer sobre la base de representaciones mentales acerca de la cantidad, en lugar de basarse estrictamente en señales perceptivas.
3. Explorar qué sistemas de representación podrían soportar dichas capacidades, la propuesta por el modelo *object file* o la que plantea el *modelo del acumulador*.

Las predicciones que se contrastaron fueron la siguientes:

1. Si los leones marinos, belugas o delfines mulares resuelven las tareas según lo que predice el modelo *object file* entonces los errores y aciertos dependerán del número de elementos de los conjuntos. La proporción de aciertos será mayor con cantidades iguales o inferiores a cuatro.
2. Si los leones marinos, belugas o delfines mulares operan, en cambio, según lo que predice el *modelo del acumulador* entonces la discriminación dependerá de la ratio de sus magnitudes y no tanto de la diferencia entre cantidades, ni de la cantidad total. La proporción de aciertos será mayor con ratios inferiores.

En cuanto al dominio de la cognición social, el presente estudio se propuso el objetivo de obtener la primera evidencia empírica de imitación de acciones, en general, y en particular de “imitación de producción” (comportamientos nuevos), en las orcas, para así comprobar que algunos comportamientos específicos de grupo descritos en estudios de campo de orcas pueden estar sustentados por aprendizaje imitativo y no solamente por facilitación social. Para ello se utilizó el protocolo "haz lo que el otro hace", un procedimiento específico que separa el componente de acción de la copia, de la copia de los resultados mediante la presentación de acciones que no producen cambios en el ambiente (gestos corporales). Durante la prueba, 3 sujetos observaron a un

conespecífico ejecutando una acción que luego tuvieron que imitar a la orden de una señal. Los comportamientos incluyeron 15 conductas familiares y 4 nuevas.

Los objetivos específicos fueron, por tanto:

1. Determinar si las orcas pueden aprender la señal de "copia de la acción" o "hacer lo que el otro está haciendo".
2. Determinar si las orcas son capaces de imitar a la orden de una señal específica, es decir, aprender comportamientos nuevos a través de esta señal "copiar la acción".

Capítulo 2: Relative Quantity Judgments in South American sea lions (*Otaria flavescens*)

Abramson, Z. J., Hernández-Lloreda, MV, Call, J. y Colmenares F. (2011). Relative quantitie judgment in Southamerican sea lions (*Otaria flavescens*). *Animal Cognition* 14(5): 695-706 (doi: 10.1007/s10071-011-0404-7)

Abstract

There is accumulating evidence that a variety of species possess quantitative abilities although their cognitive substrate is still unclear. This study is the first to investigate if sea lions (*Otaria flavescens*), in the absence of training, are able to assess and select the larger of two sets of quantities. In Experiment 1, the two sets of quantities were presented simultaneously as whole sets, that is, the subjects could compare them directly. In Experiment 2, the two sets of quantities were presented item-by-item and the totality of items was never visually available at the time of choice. For each type of presentation, we analysed the effect of the ratio between quantities, the difference between quantities, and the total number of items presented. The results showed that (1) sea lions can make relative quantity judgments successfully and (2) there is a predominant influence of the ratio between quantities on the subjects' performance. The latter supports the idea that an analogue representational mechanism is responsible for sea lions' relative quantities judgments. These findings are consistent with previous reports of relative quantities judgments in other species such as monkeys and apes, and suggest that sea lions might share a similar mechanism to compare and represent quantities.

Keywords: Numerical cognition, Relative quantity judgment, Sea lion, Comparative cognition, Accumulator model.

Introduction

Many organisms face problems in their ecological and social niches in which the ability to correctly estimate quantities can be fitness-enhancing. Thus, benefits associated with, for example, more efficient strategies for foraging, hunting, mating, competing, and cooperating with conspecifics (Hauser 2005; Tomasello and Call 1997) may be maximized if individuals are endowed with cognitive skills to assess relative and absolute quantities. Some of these functions have already been documented or hinted at, for example, when individuals make flexible behavioural decisions in response to the number of potential prey in differently sized groups (fish: Botham, Kerfoot, Louca and Krause 2005), the number of partners in a hunting party (chimpanzees: Watts and Mitani, 2002), the number of mating partners or rivals in different territories or groups (baboons: Kitchen, Cheney and Seyfarth 2004), or the number of rivals in intergroup encounters (chimpanzees: Wilson, Hauser and Wrangham, 2007 and lions: McComb, Packer and Pusey, 1994).

Uncovering the cognitive mechanism underlying quantity representation has become an important challenge for those interested in understanding the ontogeny and evolution of cognition (Brannon and Terrace 2002; Carey 2001; Hauser and Spelke, 2004; Uller 2008; Xu and Carey 1996). Although perceptual appraisal mechanisms such as subitizing (Davis and Perusse 1988) or prototype matching (Thomas 1992) could account for some of the early findings, they cannot accommodate the discrimination of pairs of quantities that 1) fall outside of the subitizing range (Dooley and Gill, 1977) and 2) are presented sequentially, and therefore are not visually available at the same time (Beran 2001; Call 2000; Hanus and Call, 2007).

Two different mechanisms have been proposed to replace the purely perceptual mechanisms: the object file model (Kahneman and Treisman 1984; Kahneman, Treisman and Gibbs 1992; Simon, Hespos and Rochat 1995; Uller, Carey, Huntley-Fenner and Klatt 1999), and the accumulator model

(Gallistel and Gelman, 2000; Meck and Church 1983). According to the object file model, numerical capacity works on mental (symbolic) representations of a set of visual objects, i.e., the object files. Each object file is a mental token that represents each element of a set of elements, yielding exactly as many files (mental tokens) as objects filed in short-term memory (Uller et al., 1999; Wiese 2003). In contrast, according to the accumulator model, animals cannot discriminate absolute numbers or label each separate object. However, they can recognize quantities by means of an accumulated analogue representation, the accumulation of continuous quantities in proportion to the number of quantified elements (Meck and Church 1983). That is, discrete quantities can be represented as mental magnitudes that could be seen as an analogue of the perceived discrete quantities.

Although the object file model does provide an accurate representation of quantities, the underlying mechanism places a serious constraint on the set-size limit. Indeed, since the mechanism operating requires memory space which is limited, quantities greater than 3 or 4 are hard to process simultaneously (Uller et al., 1999). In contrast, the analog representation (magnitude) of the accumulator model can deal with larger sets, since it has no a priori limit (Dehaene 2001; Gallistel and Gelman 2000), but is rather noisy (Gallistel and Gelman, 2000), as the accuracy of discrimination decreases with increasing quantities (and the absolute difference between quantities is kept constant). Understanding the diversity (and commonality) of cognitive mechanisms supporting the various numerical skills reported in a variety of animal species, including humans, as well as the ecological and evolutionary factors that may have driven them, is a challenge that needs to be addressed with a broad comparative approach (Shettleworth 2009). The only aquatic mammal in which quantitative cognition skills have been investigated is the bottlenose dolphin (Jaakkola, Fellner, Erb, Rodriguez and Guarino 2005; Kilian, Fersen and Güntürkün 2005; Kilian, Yaman, Fersen and Güntürkün 2003). In contrast to dolphins, sea lions are shorter lived, have a less complex social organization, and are less encephalized (Reichmuth and Schusterman 2002). Nevertheless, it is known that

California sea lions, the pinniped on whom most of the cognitive research has been done so far, are relatively large-brained social mammals that learn rather quickly to perform complex behaviors in captivity (Pack et al., 1991). They have shown complex cognitive abilities in artificial sign language comprehension, short- and long-term memory, discrimination learning, associative learning, concept formation and equivalence classification (see Schusterman and Kastak 2002, for a review). Moreover, sea lions show special skills to trick and steal fishermen's catch (Schusterman and Kastak 2002).

South American sea lions (*Otaria flavescens*), the species of the present study, often forage for schooling prey in groups (Sepúlveda et al., 2007; Szteren and Páez 2002). Estimating the appropriate group size needed for a coordinated successful hunt may have some adaptive value. The sea lion's mating system is another natural context in which a selective pressure might have favoured the evolution of cognitive skills devoted to assessing numerosness. Thus, during the breeding season, males establish territories that comprise on average 5 to 20 females (Acevedo, Aguayo and Sielfeld 2003). During this period, group raids happen, mostly caused by gangs of subadult males attempting to mate with the females (Capozzo 2002). Although the resident males are unable to fight off all the raiders and keep all the females in their territorial boundaries, they must consider their harem size to monopolize and protect the females from other intruder males' attempts to copulate with them.

The present study investigated numerical cognition in a pinniped, the south American sea lion (*Otaria flavescens*). In a previous study, Genty and Roeder (2006) showed that three out of four California sea lions could master a reverse-reward task using different quantities of food. Nevertheless, that study focused on self-control, not on numerical cognition. Moreover, the experimental set up required subjecting the animals to long training sessions and the presentation of limited sets of quantities comparisons.

We wanted to (1) find out whether sea lions are able to select the larger of two sets of quantities in absence of training, (2) determine if such discrimination can be done based on mental representations of quantity, rather than rely strictly on perceptual cues, and (3) explore what representational system could underpin these capacities. In Experiment 1, the two sets of quantities were presented simultaneously as whole sets, that is, the subjects could compare them directly (see, for example, Call 2000; Hanus and Call 2008; Irie-Sugimoto Kobayashi and Hasegawa 2009). In Experiment 2, the two sets of quantities were presented item-by-item (Beran 2001; see also, Hanus and Call 2008; Irie-Sugimoto et al., 2009) and the totality of items was never visually available at the time of choice since subjects only witnessed the action of dropping a different number of items into one of two opaque boxes. Thus, to succeed subjects were required to store and compare the quantities mentally. We analysed the effect of the ratio between pairs of quantities to contrast the accumulator and the object file model. An analogue system like the accumulator model predicts an influence of the ratio between quantities on the subjects' performance whereas the object-file model predicts a cut-off point in discrimination ability when quantities exceed the number of four.

Material and Methods

Subjects

We tested 4 South American sea lions (*Otaria flavescens*): Ana (A) and Laura (L), two eight-year-old females housed at L'Oceanografic of Valencia, in Spain; Erica (E), a five-years-old female and Simon (S), a three-years-old male, both housed at Madrid Zoo Aquarium, in Spain. Experiments were conducted in February 2009 at L'Oceanografic of Valencia and in June and July 2009 at Madrid Zoo Aquarium. Experimental sessions were conducted typically between 11:00 a.m and 2:00 p.m. The subjects were fed approximately 4 to 5 kg of freshly thawed capelin each day, one half of which

was typically consumed during experimental sessions. We only used herring for some pretest trials (i.e. 1/0) because herring is bigger and has higher nutritional value and, therefore, its use would have limited the number of trials to be run per day. The four subjects were trained for a variety of examination and exercise behaviours, with standard operant conditioning procedures and fish reinforcement. L and A were captured from Isla de Lobos, in Uruguay, when they were one year old. E and S were both mother-reared in captivity. All the subjects lived in social groups of various sizes, with access to indoor and outdoor areas. Prior to this experiment, subjects had never participated in cognitive studies. Subjects were individually tested in their outdoor cages and were neither food-, nor water-deprived. If they refused to participate in a given session, we cancelled that session and rescheduled for another time.

Apparatus

i. Experiment 1: whole set presentation

Two identical white window-fronted boxes (35 x 25 x 7 cm) were used to simultaneously present sets of pieces of small-medium size fish. The boxes contained six hooks where the fish were hung. The experiments were run double blind. Each stimulus box was covered by two lids, a transparent one, that let the subject see the rewards but prevented her/him from reaching them, and an opaque one, that allowed the trainer to place the boxes in front of the subject while s/he himself was blind to its content. The number of pieces of fish inside each box varied between 0 and 6. Boxes were presented next to each other on a wooden platform (80 x 37 cm) with a track (rail) where the boxes were placed. During the experiments, placement of the fish in the boxes was done by the experimenter, seated behind the trainer, out of view both of the subject and the trainer.

ii. Experiment 2: item-by-item presentation

The sea lions housed at L'Océanografic were presented with the same food quantities and procedure as in Experiment 1, except that we replaced the pair of boxes for a pair of identical squared shaped opaque buckets (35 x 25 x 40 cm). The sea lions housed at the Madrid Zoo were presented with the same boxes as in Experiment 1 but, instead of being vertically placed in the track, they were placed right side up on the platform, with their opaque lids raised as occluders that prevented the subject from seeing the content.

Procedure

All subjects received a habituation period with trainers before the study and were therefore already familiar with the apparatus.

i. Experiment 1: whole set presentation

Subjects were presented with one to three daily sessions comprising between 10 and 12 two-alternative forced-choice trials. For this first experiment, testing was non-corrective and subjects received whichever quantity they happened to choose.

Prior to the test sessions, subjects received pretest trials in which the subject was shown two boxes; one box was baited and the other was empty. They were trained to come and touch or approach the baited box to receive fish. When they reached 80% percent of correct choices we considered they were ready to be tested. In addition, to rule out lack of motivation prior to testing, we required the subject to undergo 1-0 pretest trials prior to the test, and to choose the baited box for three consecutive trials. Once the subject met this criterion, we administered the test trials in which both boxes were baited with different amount of fish.

The experimenter filled each box with a certain amount of fish out of view from both the subject and the trainer, covered each box with the opaque lid and handed them over to the trainer who placed the two boxes into the rail of the platform. The boxes were next to each other at a distance of 5 cm from the centre of the platform to the edge of each box and approximately 50 cm away from the subject. Next, the trainer uncovered the boxes showing their content to the subject. The two boxes were placed in front of the trainer, in a position from which s/he could not see the content, thus avoiding any kind of possible inadvertent cuing by the trainer. Once the subject made his/her choice, the trainer covered the unselected box and gave the content of the chosen box to the subject. The subjects received the amount of fish placed in the box touched first.

Usually twelve comparisons were presented to each subject in each session: 1 vs. 2; 1 vs. 3; 1 vs. 4; 1 vs. 5; 2 vs. 3; 2 vs. 4; 2 vs. 5; 2 vs. 6; 3 vs. 4; 3 vs. 5; 3 vs. 6 and 4 vs. 6. The interval between trials was approximately 10s. The subject's response was considered correct when s/he chose the box with the larger quantity. At the end of each trial, the two boxes were covered and the next trial was prepared. The order of the quantities was randomly determined and counterbalanced on right and left sides with the larger amount never appearing more than twice in a row on the same side. Trials were repeated when the subject did not make a clear choice (s/he did not touch or approach any box or did not go from the waiting place to the testing arena). If subjects lost interest during presentation (when trainers indicated that a subject was tired and/or unwilling to participate) the trial was cancelled and restarted on the next day. Six trials was the minimum number of presentations in a session to make it useable (half of the complete session). All the sessions reached the criteria.

Each subject received 6 presentations of each comparison. A session was considered complete when the 12 comparisons were run or when trainers indicated that a subject was tired and/or unwilling to participate. So, depending on the subject's attention span, each subject received between

6 and 16 trials per session, totalling 4–6 testing days per subject altogether. Owing to differences in the facilities between the two aquariums, two slightly different procedures were followed.

Experimental setup at L'Océanografic

The subjects were tested in a separate section of the facility, an outdoor enclosure that contained a saltwater pool and an adjacent outdoor area, separated from the former by a fence, with a deck where the experimental apparatus was placed (Figure 1a). Subjects were positioned across from the trainer separated by a steel-mesh through which s/he could indicate his/her choices by approaching or touching one of the two boxes. To start each trial, the subject approached the centre of the two boxes and maintained the attention to the trainer. Once s/he was in place, the trainer removed both lids simultaneously, so that the subject could see the contents of each box (but they were out of the trainer's view). As soon as the subject had watched the contents for 2–5 s, both boxes were separated, sliding them across the rail, and moved within the subject's reach so that she could make his/her choice. Subjects received two pretest sessions on different consecutive days; L received 10 1-0 counterbalanced trials and A received 18 1-0 counterbalanced trials.

Experimental setup at Madrid Zoo

The subjects were tested in a separate outdoor enclosure of the facility (Figure 1b). In this case, no barrier or steel-mesh separated the subject from the boxes at the time of choice. For this presentation, we required two trainers, one would present the different amounts of fish and would give the content of the chosen box, and the other would maintain the subject in a waiting point from which it was impossible for the subject to see the placement of the different quantities of fish in the boxes. The subject waited at the waiting point (playing and doing exercises) until s/he was signalled by the first trainer (who already had placed the boxes into the rail and removed both lids) to go to the testing area to make a choice. S/he responded by moving from the waiting area to the testing location where s/he would touch one of the two boxes with his/her nose. As the subject approached

the boxes, the second trainer separated the two boxes, sliding them across the rail so that s/he could make his/her choice by touching one of the two boxes with her nose (fish was always out of the second trainer's view). E received one day pretest session with 10 1-0 counterbalanced trials and S received three pretest sessions on different consecutive days, with a total of 27 1-0 counterbalanced trials.

ii. Experiment 2: item-by-item presentation

In Experiment 2, we investigated to what extent sea lions assess relative quantities on a more difficult task, one that, to be solved, subjects are required to mentally represent and store two quantities that were not visually accessible at the time of choice. We used the same basic procedure as in Experiment 1, except for the presentation format of the pieces of fish. In Experiment 2, instead of showing the subject the pieces of fish inside the boxes, we dropped them one-by-one into the buckets. Thus, unlike Experiment 1, subjects were unable to see the total number of pieces of fish placed inside the box.

The trainer placed both boxes/buckets on the platform in an upright position, approximately 60cm apart in front and 70cm away from the subject. The trainer first took out pieces of fish from a cube and dropped them one at a time into each bucket in full view of the subject, starting with the left bucket and then the right one. In doing so, subjects could only see one item at a time falling into the boxes and/or listening to the sounds made when the food hit the bottom of the bucket. The buckets were high enough so that the subject could not see their contents. Although in this case the trainer was not blind to the content, the trainer wore sunglasses and, after the presentation, looked down to avoid cuing the subject.

Once the last fish was dropped into the bucket, the trainer moved the platform (and the buckets) within the subject's reach so that s/he could make his/her choice. The trainer took away the unselected box and gave to the subject the amount of fish placed in the chosen box.

Two slightly different procedures were followed in the two aquariums.

Experimental setup at L'Océanografic

As in Experiment 1, prior to the test phase and prior to each testing session, we required the subject to undergo pretest trials. In these pretest trials, the subject was presented with the two buckets. The trainer first took out 1 piece of fish from a cube and dropped it into one of the buckets in full view of the subject. The other bucket remained unbaited. Subjects received two pretest sessions on consecutive days; L received 50 1-0 counterbalanced trials and A received 62 1-0 counterbalanced trials. Prior to each testing session, we required the subject to choose the baited bucket for three consecutive trials. Once the subject met the criterion, we began the test trials. Each subject received 5 presentations of each comparison.

Experimental setup at the Madrid Zoo

Our experience with the sea lions housed at L'Océanografic made us think that the subject might have a problem with understanding the choice component of the experimental task, partly because animals participating in public shows are routinely trained via operant conditioning not to choose but to display acrobatics and other bizarre behaviours. These individuals may confront problem solving tasks in the same way as they confront their training for shows. Rather than trying to solve the problem spontaneously by choosing freely between options, they may wait to see what the trainer expects them to do. Therefore, in this more demanding task, we decided to reward subjects only if they chose the bucket with the larger quantity. Additionally, we changed the quantities used during the pretest because we wanted to avoid the possibility that in this harder task subjects could have learned a rule based on avoiding the empty bucket. Recall that in the pretest of

Experiment 1 we used the quantities one versus zero pairing. Therefore, in the pretest of Experiment 2, we presented one piece of fish in one bucket and six pieces in the other bucket, two of the easiest quantities to discriminate in Experiment 1. E received 46 1-6 counterbalanced trials during three pretest sessions on different consecutive days. Unfortunately, Simón was taken to another zoo facility near a construction site and socially housed with a larger group of new companions. It became clear that the new situation prevented Simon from paying adequate attention to the task.

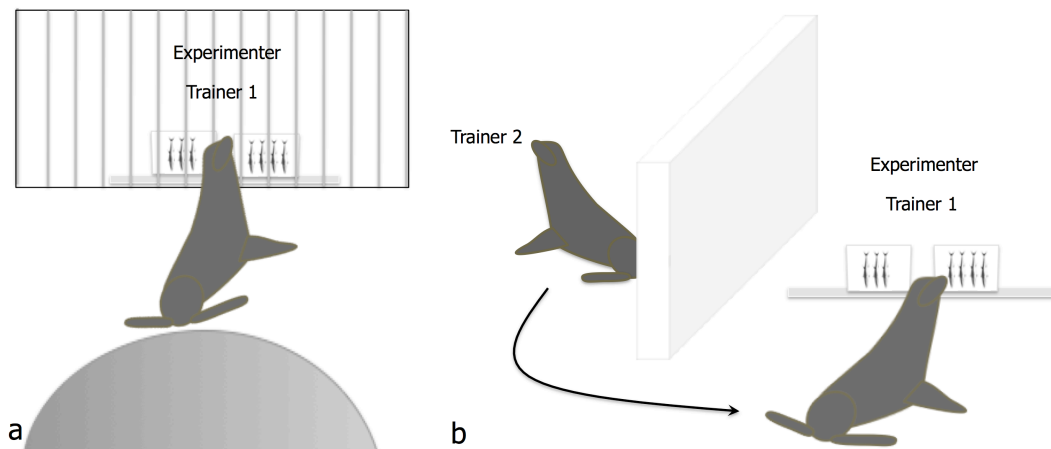


Fig. 1 Experimental set-ups: a) at L'Oceanographic, Valencia; b) at Madrid Zoo

Data Scoring and Analysis

All trials were videotaped from a distance of 10 meters to the subject with a digital full HD 1080 Sony HDR-XR520 camera. As sample size was small ($n = 4$), data were analysed, except for the mediation analysis –see below–, at an individual level. To count as a correct response, subjects had to choose the set with the larger quantity. To address the issue of whether subjects succeeded in making relative quantity judgments, that is, if subjects performed above chance levels ($p = 0.5$), a dependent

dichotomous variable, scored 1 for a correct response (larger quantity selected) and 0 for an incorrect response (smaller quantity selected), was used. Binomial tests for each subject were performed.

To address the issue of whether performance varied with (1) disparity: *difference* (larger quantity minus smaller quantity) and *ratio* (smaller quantity/larger quantity) and (2) total quantity (smaller quantity + larger quantity), Pearson correlation coefficients were calculated for each subject between these three variables and the proportion of correct responses (proportion of trials in which subjects selected the larger quantity of the pair). In order to test if the data matched the prediction from the object file model, we divided the trials into two categories: below and above the limit predicted by the object file model (i.e. 4 items in a set; see, e.g., Hauser, Carey, and Hauser, 2000; Uller, Carey, Huntley-Fenner, and Klatt, 1999).

In order to rule out the possibility that sea lions have an object file limit different from 4 because of differences in memory skills, we explored the subjects' performance for each comparison by looking for some indication of a set size limitation (such as an abrupt change in performance when tested for comparisons over or below a particular quantity).

The point-biserial correlation coefficient was calculated for each subject between the proportion of correct trials and this categorical variable. Following correlation analyses, we analysed potential mediation effects among the variables that showed a significant correlation with performance. To determine whether mediation occurs (see Baron and Kenny 1986; Kenny, Kashy and Bolge 1998), four criteria must be met in turn. First, a significant correlation between the predictor and the outcome must be found. Second, a significant correlation between the predictor and the mediator must be found. Here, we used the proportion of trials in which the subject chose the larger quantity of the pair as our dependent variable. Third, the mediator must be found to affect the outcome when the predictor is controlled for. Finally, it must be determined whether complete or partial mediation

has occurred; complete mediation is indicated by the effect of the predictor on the outcome being completely removed when the mediator is controlled for. As for the third and fourth criteria, a regression analysis was run, the outcome being the dependent variable (here, quantities discrimination performance) and with the mediator and predictor entered simultaneously as independent variables.

If the first three criteria are satisfied but the fourth is not, partial mediation is indicated. If all the four criteria are satisfied, a total mediation effect is supported. In addition, Sobel tests (Sobel 1982) were conducted to assess the significance of mediation effects. A second observer scored 40% of the sessions to assess inter-observer reliability. Inter-observer reliability was excellent (Cohen's kappa = 0.99, $P < 0.001$).

Results

Experiment 1

Table 1 presents (1) the proportion of correct responses for each subject, (2) the Pearson correlation coefficients (r) with the three predictors investigated: the *ratio* (smaller quantity/larger quantity), the *difference* (larger quantity minus smaller quantity), and the *total quantity* (smaller quantity + larger quantity) and (3) the point-biserial correlation coefficient (r_{pb}) with the object file dichotomous variable, i.e., quantities below and above the object file limit. All subjects chose significantly more often the box with the larger quantity (binomial tests: $p < 0.05$ in all cases). Pearson correlation coefficients revealed that in three out of four subjects, performance improved as the disparity between pairs of sets increased, making the ratio the best predictor of a subject's performance followed by the difference (Figures 2 and 3). Point-biserial correlation revealed that

individual performance showed no breakdown for quantity discriminations that went beyond four items, as the object file model would predict. On the contrary, although the relation did not reach statistical significance, the results went against what the model predicts: subjects tended to fail when they had to make quantity comparisons below the object file limit.

Table 2 shows the subjects' performance for each comparison. Performance didn't show a sudden change for any of the tested quantities, which further argues against strict set-size limitations and thus against the object-file model.

Table 1. Percentage of correct trials for each subject, Pearson correlation coefficients (r) with the three predictors investigated -the *ratio*, the *difference*, and the *total quantity*- and the point-biserial correlation coefficient (r_{pb}), with the object file dichotomous variable -quantities below and above the object file limit- for condition 1. Bold values represent statistically significant results ($P < 0.05$). For statistically significant correlations, effect size (R^2) is reported.

Subject	% Correct (P) ($n=72$)	Ratio $r(P)$ (All $n=12$)	Difference $r(P)$ (All $n=12$)	Total $r(P)$ (All $n=12$)	Object file $r_{bp}(P)$ (All $n=12$)
L'Océanografic					
Ana	65 (0.013)	0.09 (0.775)	-0.07 (0.826)	-0.03 (0.932)	0.11 (0.734)
Laura	68 (0.003)	-0.77 (0.003) $R^2=0.59$	0.74 (0.006) $R^2=0.55$	-0.07 (0.828)	-0.40 (0.211)
Madrid Zoo					
Erica	92 (< 0.001)	-0.76 (0.004) $R^2=0.58$	0.63 (0.029) $R^2=0.40$	-0.13 (0.686)	-0.26 (0.418)
Simón	81 (< 0.001)	-0.70 (0.011) $R^2=0.49$	0.69 (0.014) $R^2=0.48$	0.07 (0.820)	-0.29 (0.385)

Successful performance was negatively correlated with ratio and positively correlated with difference. As ratio and difference were also negatively correlated with each other ($r = 0.73$, $n = 12$, $P < 0.001$), we hypothesized that the ratio between quantities would mediate the effect of the

difference on performance, making the ratio the genuine factor that accounts for the pattern of subjects' errors as would be expected according to Weber's law. To determine whether mediation occurs, we evaluated the four criteria previously explained (see above). First, a significant correlation between the predictor (here, the difference between quantities) and the outcome (here, the percentage of correct choices) was found (see table 1). Second, as we previously mentioned, a significant correlation between the predictor (here, the difference) and the mediator (here, the ratio between quantities) was found. Thus, our data fulfilled the first two criteria. The analyses were run including the three subjects that showed a significant effect of ratio and difference (L, E and S).

Table 2. Percentage of correct trials for each subject per comparison in Experiment 1.

Comparison	% Correct			
	A	L	S	E
1 vs. 2	67	67	67	83
1 vs. 3	50	67	83	100
1 vs. 4	83	83	100	100
1 vs. 5	67	100	100	100
2 vs. 3	67	67	67	83
2 vs. 4	50	67	100	100
2 vs. 5	67	67	83	100
2 vs. 6	50	100	83	100
3 vs. 4	83	0	33	67
3 vs. 5	67	67	83	100
3 vs. 6	83	83	100	83
4 vs. 6	50	5	83	83

As for the third and fourth criteria, a regression analysis was run, the outcome being the dependent variable (here, quantities discrimination performance) and with the mediator (ratio) and predictor (difference) entered simultaneously as independent variables.

Consistent with criterion 3 (the mediator must be found to affect the outcome when the predictor is controlled for), ratio was found to be associated with performance when the difference was controlled for ($\beta = -0.548$, $t = -2.070$, $P = 0.04$). The results indicate total mediation: difference was no longer a significant predictor of performance when the ratio was controlled for ($\beta = 0.055$, $t = 1.270$, $P = 0.21$). In addition, there was a mediation effect, although not statistically significant following standard criteria (Sobel test = 1.818; $P = 0.06$). Nevertheless, given that the Sobel test is very conservative (MacKinnon, Warsi, and Dwyer 1995), we can consider the ratio between quantities to be a total mediator of the relationship between difference and relative quantity judgments. These findings provide strong support for the hypothesis that the effect of difference on performance is due to the mediation effect of ratio. Further, to reject an alternative account, that the difference between quantities might in fact mediate the negative correlation between ratio and performance, the Sobel test was performed but in this case with ratio as the predictor and the difference as the possible mediator. The mediator (here, difference) did not affect the performance when we controlled for ratio (*Sobel test* = -0.13; $P = 0.89$).

Experiment 2

Of the two subjects initially available at the Madrid Zoo, we could only test one because the other was later unavailable due to management decisions. Of the three tested, only one subject (E) chose the box with the larger quantity at a significantly greater frequency than the smaller one. It is important to note that the subject that succeeded was the one for which 1 vs. 6 pretest trials were used. Table 3 presents (1) the percentage of correct trials for this subject, (2) the Pearson correlation coefficients (r) with the three predictors investigated: the *ratio*, the *difference* and the *total quantity* and

(3) the point-biserial correlation coefficient (r_{pb}) with the object file dichotomous variable, i.e., quantities below and above the object file limit.

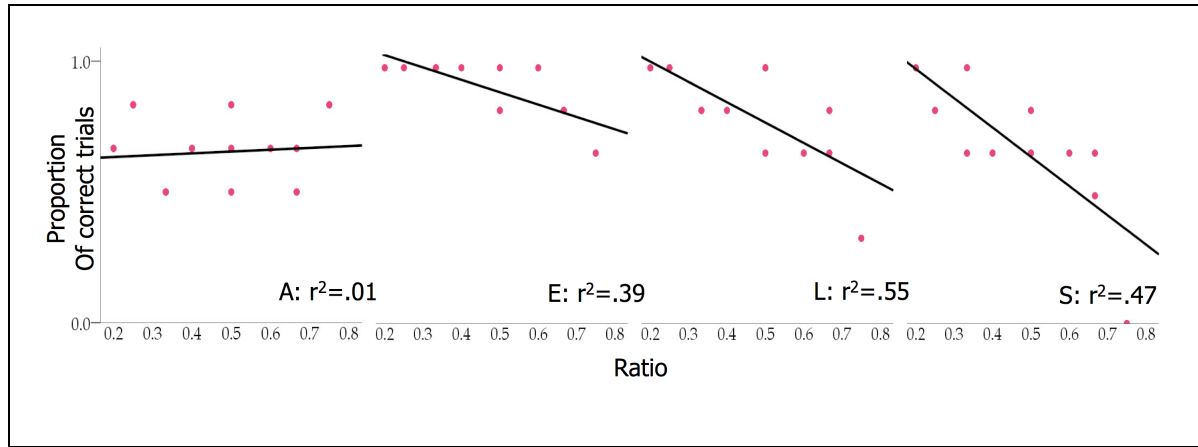


Fig. 2 Proportion of correct trials against ratio between quantities presented as pairs of whole sets (condition 1). Estimated linear regression equations and r^2 for each subject are reported.

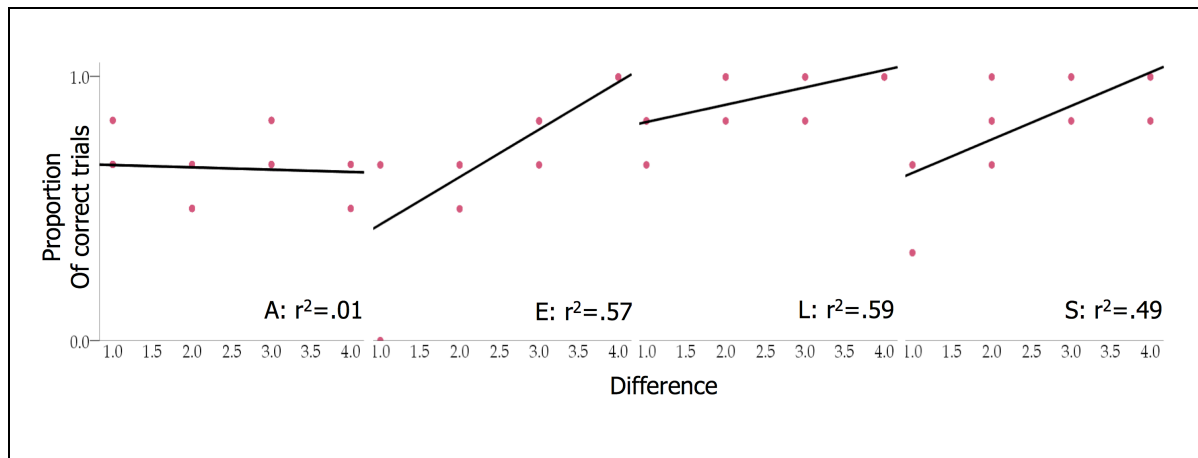


Fig. 3 Proportion of correct trials against difference between quantities presented as pairs of whole sets (condition 1). Estimated linear regression equations and r^2 for each subject are reported

Since the protocol of Experiment 2 incorporated two modifications compared to Experiment 1, i.e., a corrective procedure and a pretest in which 1 vs. 6 comparisons were used, the subject required

more trials to understand the procedure. Thus, in order to rule out alternative explanations we inspected further the results. First, in order to rule out the possibility that the subject had learned to “avoid 1” or “go to 6” during the pre-testing procedure, we explored each individual comparison. Table 4 shows E’s performance for each comparison. It can be seen that 33% of correct responses in 1 vs. 3 and 3 vs. 6 comparisons or the 100% of correct choices in 3 vs. 4 comparison do not support the hypothesis that results can be explained by associative learning. Second, since in this experiment the procedure was corrective, we explored the level of performance over time to assess whether the subject learned to respond in this way during testing. The pattern of success over time was irregular and did not increase over time (1st session: 50%, 2nd session: 75%; 3rd session: 50%; 4th session: 82%, 5th session: 75%; 6th session: 57%) as would have been expected if a process of associative learning had driven her performance.

Table 3. Percentage of correct trials for subject E, Pearson correlation coefficients with the three predictors investigated -the *ratio*, the *difference*, and the *total quantity*- and the point-biserial correlation coefficient (r_{pb}), with the object file dichotomous variable -quantities below and above the object file limit-, for condition 2. Bold values represent statistically significant results ($P < 0.05$).

Subject	% Correct (P)	Ratio $r(P)$ (All $n=12$)	Difference $r(P)$ (All $n=12$)	Total $r(P)$ (All $n=12$)	Object file $r_{bp}(P)$ (All $n=12$)
L’Oceanografic					
Ana	52 (0.897) ($n = 60$)	-0.07 (0.827)	0.18 (0.580)	0.14 (0.667)	-0.33 (0.296)
Laura	52 (0.897) ($n = 60$)	0.09 (0.778)	-0.23 (0.463)	-0.21 (0.511)	0.17 (0.604)
Madrid Zoo					
Erica	66 (0.003) ($n = 72$)	-0.35 (0.267)	0.46 (0.136)	0.09 (0.77)	-0.19 (0.56)

Table 4. Percentage of correct trials for each subject per comparison in Experiment 2.

Comparison	% Correct		
	A	L	E
1 vs. 2	80	100	67
1 vs. 3	20	20	33
1 vs. 4	60	80	83
1 vs. 5	60	40	100
2 vs. 3	40	40	17
2 vs. 4	40	20	67
2 vs. 5	40	100	100
2 vs. 6	60	20	100
3 vs. 4	40	80	100
3 vs. 5	60	20	33
3 vs. 6	60	40	33
4 vs. 6	60	60	67

Discussion

Sea lions were capable of selecting the larger of two quantities both when they were presented simultaneously as pairs of visually accessible whole sets (Experiment 1) and, albeit the evidence is weaker (only one subject was above chance), when presented item-by-item and the two final pairs of sets were not visually accessible at the time of choice (Experiment 2).

The results from Experiment 1 parallel those on terrestrial mammals (e.g., Hanus and Call 2007; Irie-Sugimoto et al., 2009; Ward and Smuts 2007) and bottlenose dolphins (Jaakkola et al., 2005). All subjects chose the larger quantity above chance in the simultaneous presentation, albeit we found important individual differences in the level of performance, with results ranging from 65% to 92% of correct choices. Success in choosing the larger quantity in this experiment can be based on a psychophysical mechanism, however, as both sets were simultaneously visible to the subject when making a choice.

In Experiment 2, one of the three subjects tested did choose the set with the larger number of items. This finding indicates that at least one of the subjects was able to keep two sets of representations in working memory and compare quantities mentally, as the rewards were no longer visible after they were placed into the buckets. This confirms results from previous studies on relative quantity discrimination in other non-human species (chimpanzees: Beran 2001, 2004; orangutans: Call 2000; Hanus and Call 2001; capuchin monkeys: Evans et al., 2009; elephants: Irie-Sugimoto et al., 2009; horses: Uller and Lewis 2009; and dogs: Ward and Smuts 2007).

The less robust results obtained in Experiment 2 can be due to a variety of factors worth examining. First, the poorer performance can reflect the fact that the task was more demanding cognitively. Indeed, in this task, the subjects had to process the sequential presentation of items, one-by-one, and had to make a choice of the set with the larger amount when no reward was visually available. Second, the diminished levels of successful performance might be due to experimental artefacts such as a lack of understanding of the task or a motivational decline, the latter perhaps also related to the greater difficulty posed by the task. Nevertheless, it is worth noting that similar trends in performance have been reported for apes. Hanus and Call (2007) found that fewer subjects succeeded in the item by item presentation than the simultaneous presentation. The results shifted from all subjects being above chance (with quantities varying up to six) and 90% (quantities varying up to ten) when quantities were presented simultaneously, to 26% (quantities varying up to six) and 9% (quantities varying up to ten) of the subjects in the item-by-item presentation. All individuals succeeded in the whole presentation condition, while only 30% (with quantities varying up to six) and 9 % (quantities varying up to ten) passed the item by item one. In a recent study, Evans et al (2009) found similar results for capuchin monkeys. In the item by item presentation only half of the monkeys (three out of six) succeeded in the task and performed worse (75, 77, and 70% correct, individually) than they did in the whole set presentation (all subjects achieved 85% correct). Thus,

the fact that in our three-subject study only one passed the test should not be neglected. It is also possible that the reward-based approach in Experiment 2 for the subject at Madrid Zoo could have facilitated her understanding of the task and this could explain her better performance. It is thus conceivable that with additional training and a correction procedure subjects at L'Océanographic might have improved their performance.

A critical question in the study of the origins and adaptive value of numerical capacities in species that vary widely in their ecological conditions concerns the nature of the underlying cognitive systems: the extent to which their grasping of numerosness related problems are homologous or analogous (Uller 2008). Although it is still unclear which model/s underlie relative quantitative judgments in nonhuman animals (Anderson et al., 2007; Beran 2001, 2004, 2007; Brannon and Terrace, 2000; Call and Hanus 2007; Hauser and Carey 2003), previous studies in various species have shown that the capacity to discriminate the larger of two quantities is limited by the disparity and the magnitude of the comparisons -perhaps with the one exception found in elephants, for whom no disparity effect has been shown (Irie-Sugimoto et al., 2009). This trend strongly suggests that the accumulator model is a better candidate as a general mechanism responsible for this capacity. Our Experiment 1 shows that the errors committed by 3 out of 4 subjects are associated with the disparity (ratio) between the two quantities presented, successful performance dropping as a function of increasing ratio between quantities (ratio accounting for from 47 to 59% individual performance). Although we also found a correlation between difference and performance, the mediation analysis provided evidence for the suggestion that the effect of difference on performance is due to the mediation effect of ratio. So, our results are consistent with predictions from the accumulator model, as success declined as the ratio between quantities increased. We found no effect of total amount of pieces. Even more, individual performance did not show any breakdown for quantity discriminations that went beyond four items, as the object file model would predict. This

suggests that small and large quantities are processed in much the same way and probably the object file model cannot account for the results obtained.

As for the one subject that succeeded in relative quantity judgment of the successively presented quantities in Experiment 2, although not statistically significant, we also found a similar tendency, a disparity effect in the level of her performance. Clearly, more data on successful performance in an item-by-item presentation would be needed to confirm this finding.

To solve the problems presented in experiments 1 and 2, the subjects demonstrated the capacity to deal with spatial (Experiment 1) and temporal (Experiment 2) discontinuity between food items when judging the relative quantity among set of items. Nevertheless, our study does not preclude judgments based on quantitative cues other than numerosness. For example, factors such as surface area, in Experiment 1, or dropping duration, in Experiment 2, are confounded with numerosness. Thus, in a strict sense, we cannot claim that subjects have the ability of number appreciation, even though the use of these quantitative cues might, on average, yield the same results as would numerosity (Anderson et al., 2007; Mix, Huttenlocher, and Levine 2002). Controlling for those factors would allow a more precise assessment of this potential numerical competence (e.g., Jaakkola et al., 2005). Nevertheless, in return, a more robust experimental design might lead to a loss of ecological validity, and might also preclude a proper comparison with other studies that have used a similar protocol.

The aim of this study was to simulate problems that subjects may encounter in nature, such as fish schools swimming in different directions or going through a cave out of sight one-by-one. In studying issues of homology or convergence of cognitive traits, such as numerical cognition, measuring spontaneous behaviour is important. The use of “non-natural tasks” that would require training may bias the results as they could reflect the operation of a process developed during the

experiment rather than a process naturally available to the animal prior to the experiment (Uller and Lewis 2009). Besides, the use of closely-matched experiments to compare numerical cognitive abilities across species provides us with a powerful tool in tracing the evolutionary roots of numerical cognition (Uller 2008).

Even though relative quantity judgments in these experiments were not singularly related to numerosity, and even though subjects could be using the timing of presentation or the area occupied by the fishes as the main cues, our results show that sea lions had the ability to encode and mentally compare sets of quantities, their performance increasing in accuracy as ratio between quantities declines. Further, the accumulator model, proposed to describe relative numerosness judgments, could also describe relative quantitative judgments of other types of quantitative variables (such as surface, volume, duration, etc.) because the model represents numerosity approximately as magnitudes (Beran 2004; Gallistel and Gelman 2000). Future studies should administer comparisons with larger quantities to further evaluate the predictions of the accumulator model.

For now, it is plausible to assume that comparisons across quantities, either continuous or discrete, large or small, may be based on similar quantitative mechanisms, which perhaps constitute the precursors of more sophisticated numerical skills found in other species, including humans. In this vein, Cantlon and Brannon (2006) provide evidence that this single nonverbal, evolutionarily primitive mechanism for representing and comparing numerical values as psychological magnitudes is shared for ordering small and large numbers in monkeys and humans. And recent neural evidence supports the idea that numerical discrimination in human infancy is also ratio dependent and follows Weber's Law, thus indicating continuity of these cognitive processes over development (Libertus et al., 2009). Numerical cognition stands at the core of unique human cognition achievements but its evolutionary origins remains still an open question (Uller 2008; Shettleworth 2010). Here we present evidence of spontaneous propensity to select the greater of two quantities, a capacity that has been

considered at the roots of symbolic counting (Carey 2001), in a species not previously studied, the South American sea lion (*Otaria flavescens*). This study thus adds to the set of relatively large-brained, social mammals examined for quantitative cognition, and provides new information on the conceptual and representational abilities that can be at the roots of numerical competence in non-human animals.

Capítulo 3: Relative Quantity Judgments in
Beluga Whales (*Delphinapterus leucas*) and
Bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*)

Abramson, Z. J., Hernández-Lloreda, MV, Call, J. y Colmenares F.
(*submitted*). Relative quantitie judgment in beluga whales (*Delphinapterus leucas*) and bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*).

Abstract

This work explored the ability to make relative quantity judgments and its underlying cognitive mechanisms in two closely related species of cetaceans, the beluga whale, *Delphinapterus leucas*, and the bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*. Experiments were designed to determine if, in absence of training, the subjects, 1 beluga and 3 dolphins, were capable of selecting the larger of two sets of quantities, and to analyze if their performance matched predictions from the object file model versus the analog accumulator model. In experiment 1, the two sets were presented simultaneously, under water, and they were visually (condition 1) or echoically (condition 2) available at the time of choice. In experiment 2, the two sets were presented above the water, successively (condition 1) or sequentially, item-by-item (condition 2), so that they were not visually available at the time of choice (condition 1) or at any time throughout the experiment (condition 2). In each of the four conditions tested, the effect of the ratio between quantities, the difference between quantities, and the total number of items presented was analyzed. All of the subjects were found to significantly choose the larger of the two sets of quantities in all the conditions tested, which indicates that they were able to solve the tasks mentally. However, unlike results reported in most previous studies, the subjects' choices did not match the predictions from the accumulator model. Whether these findings reflect interspecies differences in the mechanisms underpinning relative quantity judgments remains to be determined.

Keywords: Numerical cognition, relative quantity judgment, beluga whale, bottlenose dolphin, object file model, analog accumulator model

General Introduction

Numerical cognition stands at the core of unique human cognitive achievements but its evolutionary origins and precursors remain to be established (Uller, 2008). The ability to assess relative quantities is of adaptive value to deal with some of the ecological and social challenges that many animal species encounter in their lives (Shettleworth, 2010). Accordingly, there is growing evidence of rudimentary numerical competence in several non-human species (great apes: Anderson et al., 2005; Beran et al., 2005; Boysen and Berntson, 1989; Call, 2000; Dooley and Gill, 1977; Hanus and Call, 2007; Rumbaugh et al., 1987; Silberberg and Fujita, 1996; monkeys: Anderson, Awazu, and Fujita, 2000; Beran, 2007; Hauser et al., 2000; lions: McComb, Packer, and Pusey, 1994; raccoons: Davis 1984; rats: Davis et al., 1989; dogs: Bonanni et al., 2011; Ward and Smuts, 2007; sea lions: Abramson et al., 2011; elephants: Irie-Sugimoto et al., 2009; horses: Uller and Lewis 2009; crows: Smirnova et al., 2000; parrots: Pepperberg, 1987, 2006; pigeons: Alsop and Honig, 1991; chicks: Rugani et al., 2007; amphibians: Uller et al., 2003; fishes: Agrillo and Dadda, 2007; Gómez-Laplaza, and Gerlai, 2011; insects: Carazo et al., 2009). These findings suggest that human numerical skills might build on an evolutionarily ancestral capacity, a language-independent representation of numbers, that supports elementary arithmetic computations and that is somehow shared by nonverbal animals (for overviews see Brannon and Terrace, 2002; Butterworth, 1999; Dehaene, 1997; Gallistel, 1990; Uller, 2008).

Different mechanisms have been proposed to account for this numerical competence in animals. Early proposals included perceptual mechanisms such as subitizing (Davis and Peruse, 1988) or prototype matching (Thomas, 1992). However, neither can account for some of the evidence currently available, for example, when individuals discriminate between quantities that fall outside the subitizing range (Dooley and Gill, 1977), or when they discriminate between sets that are

presented sequentially or item-by-item (Beran, 2001; Call, 200; Hanus and Call, 2007; Irie-Sugimoto, Kobayashi, Sato, and Hasegawa, 2009). In fact, the ability to solve the latter condition requires a mental comparison mechanism that goes beyond a merely perceptual one. This non-perceptual mechanism can take two forms, namely, the object file model, which is a digital mechanism (Kahneman and Treisman, 1984; Kahneman, Treisman, and Gibbs, 1992; Simon, Hespos, and Rochat, 1995; Uller, Carey, Huntley-Fenner, and Klatt, 1999), and the accumulator model, which is an analog mechanism (Dehaene, 1997; Gallistel and Gelman, 2000; Meck and Church, 1983; Wynn, 1998).

Although most would agree that both kinds of representations could be used in numerical reasoning, there is no agreement about its extent (Dehaene, 2001; Carey, 2001; Wiese, 2003). According to the object file model, numerical capacity works on mental (symbolic) representations of a set of visual objects, i.e., the object files. Each object file is a mental token that represents each element of a set of elements, yielding exactly as many files (mental tokens) as objects that are filed in short-term memory (Uller et al., 1999; Wiese, 2003). In making relative quantity judgments, the subject would create one object file for each item presented in a set, and would thus produce a one-to-one correspondence between “active” object files and the number of presented items (Hauser and Carey, 1998). Quantitative differences between two arrays are detected by comparing the two representations. In contrast, according to the accumulator model, animals cannot discriminate absolute numbers or label each separate object; instead they recognize quantities by means of an accumulated analog representation, the accumulation of continuous quantities in proportion to the number of quantified elements (Meck and Church, 1983). That is, discrete quantities can be represented as mental magnitudes that could be seen as an analog of the perceived discrete quantities. In making relative quantity judgments, the animal would have two noisy analog

representations of the two sets. The extent to which these two fuzzy representations overlap would determine the likelihood of confusion about their relative magnitude.

It is important to note that although the object file model does provide an accurate representation of quantities, it is, however, limited to small quantities, because a mechanism like this requires memory space, which implies a limited capacity of processing quantities greater than 3 or 4 due to limitations for processing stimulus items that are perceptually available simultaneously (Uller et al., 1999). By contrast, although the analog magnitude representation of the accumulator model is rather fuzzy (Gallistel and Gelman, 2000), as the accuracy of discrimination decreases with increasing quantities (when the absolute differences are kept constant), it can, however, deal with larger sets, since it has no a priori limit (Dehaene, 2001; Gallistel and Gelman, 2000).

Experimental studies with different nonhuman species have shown that they have the capacity to make relative quantity discriminations, that is, when simultaneous or sequential discrete quantities are presented, typically including less than 7 items per pair, they spontaneously select those sets with the larger quantities (monkeys: Anderson, Awazu, and Fujita, 2000; chimpanzees: Boysen and Berntson, 1995; Dooley and Gill, 1977; Silberberg and Fujita, 1996; orangutans: Call, 2000; chimpanzees and gorillas: Hanus and Call, 2007; elephants: Irie-Sugimoto et al., 2009; sea lions: Abramson et al., 2011; dogs: Ward and Smuts, 2007; parrots: Aïn et al., 2009).

To our knowledge, the cognitive skills for numerical abilities in cetaceans have been explored exclusively in the bottlenose dolphin (*Tursiops truncatus*). There is empirical evidence that dolphins can learn to choose the object with the greatest fish value (Mitchell, Yao, Sherman, and OMitcan, 1985) and are capable of representing ordinal relations among numerosities (Jaakkola, Fellner, Erb, Rodriguez, and Guarino, 2005; Kilian, Yaman, von Fersen, and Gunturkun, 2003). It has been proposed that dolphins' quantity representation is supported by an analog magnitude mechanism

(Jakkola et al., 2005). Nevertheless, previous studies cannot exclude the possibility that a non-representational mechanism is operating since the set of quantities the subjects had to choose were always present (and perceptually available) at the time of choice. Thus, the question as to whether bottlenose dolphins are capable of relative numerosity when they are presented with more complex tasks that require the engagement of representational mechanisms remains an open issue.

As already mentioned, while the cognitive skills of bottlenose dolphins have been studied relatively intensively (see Herman, 2010, for a review), little is known, however, about the cognitive abilities of other cetaceans. It has been shown that the beluga whale (*Delphinapterus leucas*), another toothed whale or *odontocete*, is endowed with a large brain, lives in sophisticated social systems, and has been found to have high trainability (Brodie, 1989; Defran and Pryor, 1980; Samuels and Tyack, 2000; Nowak, 1991). To our knowledge, nothing has been done regarding the assessment of the quantitative skills on other cetacean besides bottlenose dolphins, thus, at the level of cetaceans in general, and belugas, in particular, cetacean numerical understanding remains an open question. It is likely that the beluga's cognitive abilities, including their numerical cognition, match those of bottlenose dolphins and other taxa with which they share similar adaptations and socioecological demands.

In the present study, we investigated the ability of one beluga and three bottlenose dolphins to compare and operate on quantities of food items. We wanted to determine (1) if, in absence of training, they are able to make relative quantitative judgments, that is, to discriminate and select the larger of two sets of quantities; (2) if they can make successful relative quantity judgments without eyesight using echolocation instead; (3) if relative quantity judgments can be done based on mental representations of quantity, rather than on strictly perceptual cues and, finally, (4) to explore in both species the representational systems that underpin these capacities. To address these questions, we tested four different conditions in two experiments. In experiment 1 the two sets of quantities were

presented simultaneously as whole sets, that is, the subjects could compare the two sets directly (e.g., Call, 2000; Hanus and Call, 2007; Irie-Sugimoto et al., 2009). In condition 1, the two sets were presented visually, whereas in condition 2 the two sets were presented in opaque boxes, that is, to pass the test, the subject had to resort to information accessed via the echoic sense. In experiment 2, the two sets of quantities were presented successively (condition 1) or sequentially, item-by-item (condition 2), so that the totality of items were perceptually unavailable at the time of choice (condition 1) or at any time throughout the task (condition 2) (Beran, 2001; Call, 2000; Hanus and Call, 2007; Irie-Sugimoto et al., 2009). Thus, to succeed in the two conditions of experiment 2, subjects were required to store and compare the quantities mentally. Finally, to explore the nature of the mental mechanism underlying the quantitative cognition of the subjects, we analyzed, for each type of presentation, the effect of the ratio between quantities, the difference between quantities, and the total number of items presented. A predominant influence of the ratio between quantities on the subject's performance (less accurate discrimination as the ratio between quantities increases) would support an analog representational mechanism, as suggested by the accumulator model. In contrast, the object-file model predicts a cut-off point in discrimination ability when quantities exceed the number of four.

General Methods

Subjects and General Procedure

We tested one female beluga whale (*Delphinapterus leucas*) housed at L'Océanografic Aquarium in Valencia, Spain, and three female bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*), two of which were housed at Marineland Aquarium in Antibes, France, and one was housed at Madrid Zoo Aquarium, in Spain (Table 1).

The Beluga whale (Y) was mother reared and captured when she was 1-year-old in Okhotsk Sea. She had been housed at L'Océanographe since 2003 and had lived with a male Beluga in the same pool ever since then. Y's experimental sessions were conducted typically between 11:00 a.m. and 2:00 p.m. and between 4:00 p.m., and 6:00 p.m.; she participated in one to three sessions per day. The subject was fed approximately 18 kg of freshly thawed herring, hake, capelin and pouta each day, one half of which was typically consumed during experimental sessions.

Two of the female bottlenose dolphins, *S* and *MA*, were captured in 1983 and 1990, respectively, and were mother reared. *M* was *S*'s daughter, born in captivity. All dolphins were socially living. *S* was tested typically from 9:00 a.m. to 11:00; *M* from 11:00 to 12:00, and, finally, *MA* was tested typically from 12:00 a.m. to 14:00 p.m. The subjects were fed approximately 4 to 6 kg of freshly thawed herring and capelin each day, one half of which was typically consumed during experimental sessions. The three dolphins were trained for a variety of examination and exercise behaviors with standard operant conditioning procedures and fish reinforcement. Prior to this experiment, all of the subjects participated in biological studies and veterinary procedures, but none of them had ever participated in cognitive studies. The subjects were never deprived of food in any way, regardless of performance.

Table 1. Subjects, settings, and testing conditions.

Subject	Species	Sex and Age	Setting	Experiment and Conditions
<i>Yulka</i> [Y]	Beluga whale	F, 12 yrs	L'Océanographe Aquarium	Experiment I, conditions 1 and Experiment II, condition 2
<i>Sharky</i> [S]	Bottlenose dolphin	F, 30 yrs	Marineland Aquarium	Experiment I, condition 1
<i>Mila</i> [M]	Bottlenose dolphin	F, 2 yrs	Marineland Aquarium	Experiment I, condition 1
<i>Mancha</i> [MA]	Bottlenose dolphin	F, 25 yrs	Zoo Aquarium	Experiment II, condition 1

Experiment I: Whole set presentation

Methods

Subjects

We tested the beluga whale, *Y*, (conditions 1 and 2) and two bottlenose dolphins Sharky (*J*) and Mila (*M*) (condition 1) (Table 1). The two dolphin subjects were also tested in condition 2, however, they did not pass the pre-test.

Apparatus

i. Condition 1: visual presentation

Two identical methacrylate transparent boxes (35 x 25 x 7 cm) placed inside the pool (see fig 1a) were used in this condition. The top of the boxes was open. We hang the boxes by two methacrylate braces attached to a wooden platform outside the pool. This arrangement held the boxes in a fixed orientation that was maintained throughout all trials. The entire box was below the surface of the water in the pool. Poolwater entered the box from three holes placed in the bottom panel, filling the interior to the water level outside the box. The quantities to be inspected visually were kept underwater by means of two methacrylate panels that contained six hooks where the pieces of fish were hung. Once filled with the different quantities, these panels, which were attached to methacrylated handles, were inserted into the underwater transparent boxes.

ii. Condition 2: echoic presentation

We exposed quantities to subject's echolocation sense alone by presenting them within two identical opaque boxes (35 x 25 x 7 cm) placed inside the pool (see fig 1b). The back and bottom of

the boxes were open and the front box consisted of a 0.3-cm-thick black polyethylene panel that precluded any visual inspection of the contents of the box. In water, polyethylene of this type transmits sound well (e.g., 75% transmissibility at 60 kHz; see Pack and Herman, 1995), allowing the subject to inspect the contents of the box echoically through the front panel. Like in condition 1, the boxes were hung from a wooden platform situated outside the pool by two methacrylate braces attached to it. The entire boxes were below the surface of the water in the pool. Poolwater entered the box from the bottom and the back, filling the interior to the water level outside the box. The quantities to be inspected echoically were hung underwater by means of an inverted T shape stainless steel structure. The pieces of fish hung on this structure, like a skewer, and were placed in the box across two slits located on the top of both side panels of each box.

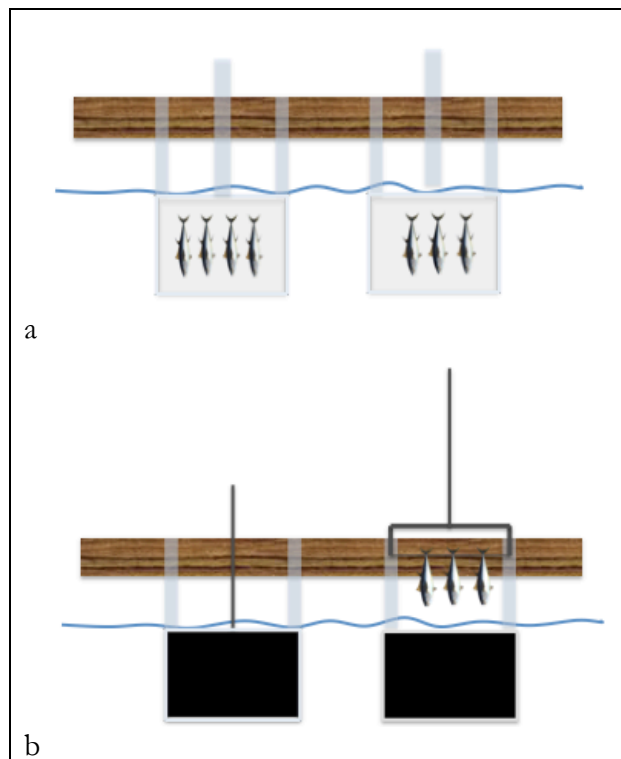


Fig. 1 Whole set experimental set-ups: a) Condition 1 visual presentation; b) Condition 2 echoic presentation.

Procedure

Prior to each testing session, we required the subjects to undergo pretest trials that were designed to control for the subjects' understanding of the task and for motivational effects. In these pretest trials, the subject was shown two boxes; one box was baited and the other was empty. They were trained to approach and touch the baited box to receive fish. When they reached 80% percent of correct choices we considered they were ready to be tested. As for the potential effect of a lack of motivation on performance, we required the subject to undergo 1-0 and 6-1 pretest trials, and to choose the baited box for three consecutive trials. Once the subject met these two criteria, we moved on to the test trials. In the test trials, both boxes were baited with different amount of fish.

All subjects were individually tested in their respective pool. If they refused to participate in a given session, this was cancelled and restarted some other time. In all the cases, all subjects underwent a habituation period before the study and were therefore already familiar with the apparatus when they took the test trials.

Each subject was presented with one to three daily sessions comprising between 10 and 12 two-alternative forced-choice trials. Usually twelve comparisons were presented randomly to each subject in each session: 1 versus 2; 1 versus 3; 1 versus 4; 1 versus 5; 2 versus 3; 2 versus 4; 2 versus 5; 2 versus 6; 3 versus 4; 3 versus 5; 3 versus 6 and 4 versus 6. The interval between trials was approximately 10 s. The subject's response was considered correct when she chose the box with the larger quantity. The quantities were randomly determined and counterbalanced on right and left sides. Trials were repeated when the subject did not make a clear choice (she did not touch or approach any box or did not go from the waiting place to the testing arena). If the subject lost interest during presentation, the trial was cancelled and restarted any time later. The subject received

6 presentations of each comparison. A session was considered completed when the 12 comparisons were run or when trainers indicated that a subject was tired and/or unwilling to participate.

We required two trainers. Trainer 1 gave the reward in case of a correct choice, and trainer 2 maintained the subject in a waiting point from which it was impossible for the subject to see the baiting procedure in the underwater boxes (Figure 1a and b). During the entire session, trainer 2 remained at the starting point and gave only non-verbal commands “go” and “stay”. Once the boxes were filled, trainer 2 was signaled to do the command “go”. The subject typically approached the boxes and touched one of them (Figure 2). This was recorded as the subject’s choice of box. The trainer took away the content of the unselected box and gave the content of the chosen box to the subject.

Testing was corrective, that is, the subject only received the reward if she made the right choice, that is, if she chose the box with the larger quantity. We adopted this protocol in order to avoid potential problems of misunderstanding due to their previous conditioning-based training procedures, which were different for the two species. Thus, although the beluga whale was trained for a variety of examination and exercise behaviors with standard operant conditioning procedures and fish reinforcement, however, she did not participate in shows. In contrast, dolphins participated in shows and were taught to display acrobatics and rather bizarre behaviors based on conditioning. Subjects so trained, especially dolphins, might face a problem when exposed to tasks in which they were expected to freely choose what they themselves wanted rather than what they might expect the trainer wanted them to perform. That is why, contrary to other studies with no trained animals, we decided to use a reward-based approach. In *Condition 1* we presented the quantities in transparent boxes, thus subjects could solve the tests visually (or visually and echoically, *visual-echoic condition*). In contrast, in *condition 2* the quantities were not visually available at the time of choice, so the only way the subject could solve the tasks was by means of echolocation (*echoic condition*).

Owing to differences in the facilities between the two aquariums, we used a slightly different protocol with the two species.

i. Beluga whale

Trainer 1 and experimenter 1 filled each of the boxes with a certain amount of fish out of the subject's view. When trainer 2 gave the subject the command "go", the experimenter 1 and trainer 1 faced away, outside the view of the subject, in order to avoid cuing her. Once the subject made her choice by touching one box by the mouth, experimenter 2 gave the signal to trainer 1, who took away the unselected box and gave the content of the chosen box to the subject in case she selected the box with the larger amount of fish. When the subject went back to the starting point, experimenter 1 and trainer 1 set the bait into the boxes for the next trial (Figure 2a).

ii. Bottlenose Dolphins

We introduced an extra control and run the experiment double blind due to the availability of more trainers. The experimenter and another assistant filled each of the boxes with a certain amount of fish out of the subject's and trainer 1's view. Next, the experimenter signaled to trainer 1 to go to the testing point to run the experimental trial. The subject waited at the waiting point (playing and doing exercises) until she was signaled by trainer 2 to go to the testing area to make a choice. The subject responded by moving from the waiting area to the testing place where s/he would touch one of the two boxes with her nose (Figure 2b). Once the subject had made the choice, the experimenter gave the signal to trainer 1 to reward the subject in case of a correct choice. If the subject passed the

pretest trials, she received 4 to 6 presentations of each comparison; the numbers of any particular comparison varied across conditions.

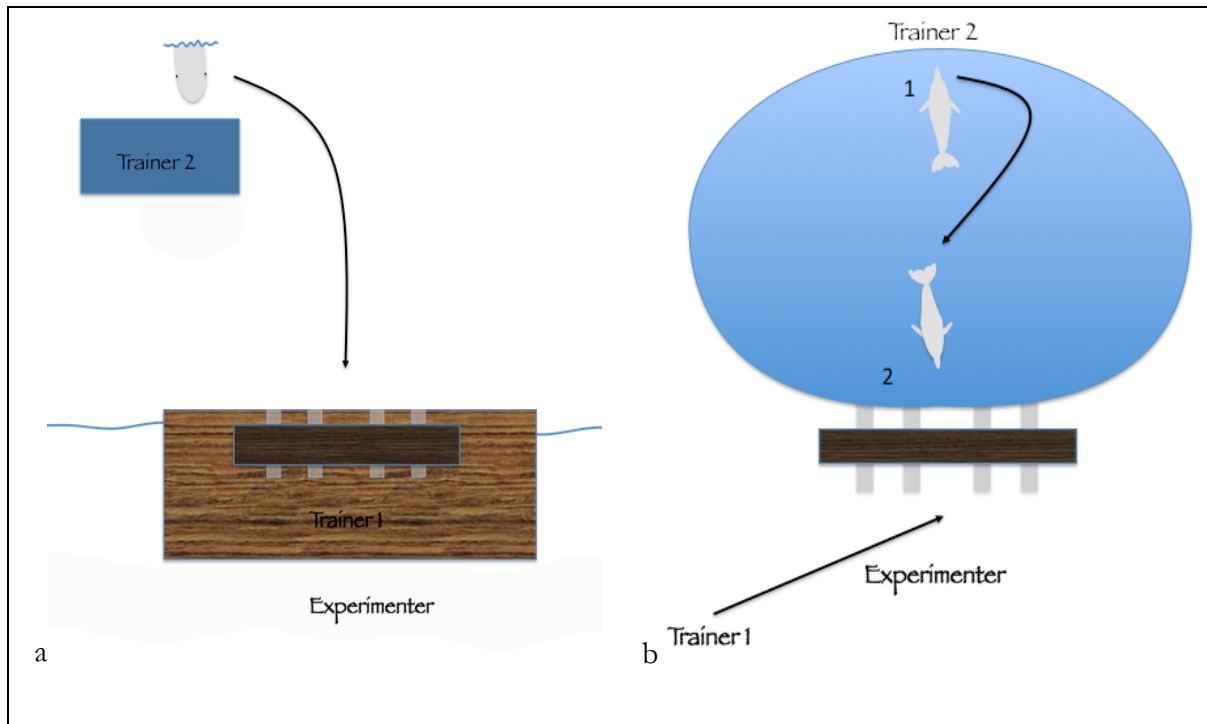


Fig. 2 Experimental set-ups: a) For the beluga whale: b) For the bottlenose dolphins.

Data Scoring and Analysis

All trials were live coded and videotaped with a digital full HD 1080 Sony HDR-XR520 camera. Given our sample size ($n = 1$) for beluga and ($n=2$) for bottlenose dolphins, data were analyzed at an individual level. To address the issue of whether subject succeeded in making relative quantity judgments, that is, if subjects performed above chance levels ($p = 0.5$), a dependent dichotomous variable, scored 1 for a right response (larger quantity selected) and 0 for a wrong response (smaller quantity selected) was used. Binomial tests for each subject were performed. To address whether performance varied with (1) *difference* (larger quantity minus smaller quantity) (2) *ratio* (smaller quantity/larger quantity) and (3) *total quantity* (smaller quantity + larger quantity), Pearson correlation

coefficients were calculated for each subject between these three variables and the proportion of correct responses (proportion of trials in which subjects selected the larger quantity of the pair). A second observer scored 40% of the sessions to assess inter-observer reliability. Inter-observer reliability was high (Cohen's kappa = 0.97, $p < 0.001$).

In order to test whether the data matched the prediction from the object file model, we divided the trials into two categories: below and above the limit predicted by the object file model (i.e. 4 items in a set; see, e.g., Beran and Beran, 2004; Hauser et al., 2000; Uller et al., 1999). In order to rule out the possibility that dolphins and belugas have an object file limit different from 4 because of differences in memory skills, we explored the subjects' performance for each comparison by looking for some indication of a set size limitation (such as an abrupt change in performance when tested for comparisons over or below a particular quantity). The point-biserial correlation coefficient was calculated for each subject between the proportion of correct trials and this categorical variable.

Results

In the visual presentation condition, all of the subjects chose significantly more often the box with the larger quantity (Y : .70; M : .68 and S : .80; binomial tests, $n = 72, 71$ and 70 , $p = .008$; $p = .004$ and $p < .001$ respectively). Correlation analyses revealed no relation between performance and any of the variables analyzed (difference, ratio, and total quantity) for any of the subjects with the quantities tested (Table 2). Neither was there any correlation with the object file dichotomous variable (Table 2).

Table 2. Percentage of correct responses for each subject, Pearson correlation coefficients with the four predictors investigated: the *difference*, the *ratio* and the *total quantity* and the point-biserial correlation coefficient, r_{pb} , with the object file dichotomous variable: quantities below and above the object file limit. Experiment 1, Condition 1.

Subject	% Correct (p)	Ratio (p) ($n=12$)	Difference (p) ($n=12$)	Total (p) ($n=12$)	Object file (p) ($n=12$)
Beluga whale (Y)	72 (<.001)** ($n=72$)	-.25 (.430)	.43 (.159)	.27 (.396)	-.13 (.679)
Bottlenose dolphins					
<i>M</i>	68 (.004)** ($n = 71$)	.27 (.390)	-.1 (.593)	.18 (.568)	.12 (.707)
<i>Sb</i>	80 (<.001)** ($n = 70$)	-.02 (.943)	.07 (.838)	.22 (.490)	-.17 (.603)

As for the echoic condition, dolphins did not pass the pre-test phase, so this condition was only tested in the beluga whale. She chose significantly more often the box with the larger quantity (proportion = .65; binomial tests, $n = 72$, $p = .0132$). Pearson correlation analyses revealed that performance improved as the total amount of elements to compare decreased ($r_{total} = -.59$, $n=12$, $p = .041$) and although the relation between performance and object file limit did not reach statistical significance ($r_{objectfile} = .52$, $n=12$, $p = .08$), there was a result in the direction of what the model predicts: subjects tended to fail less when they had to make quantity comparisons below the object file limit. No relation was found between performance and ratio ($r_{ratio} = -.011$, $n=12$, $p = .739$) and between performance and difference ($r_{difference} = -.41$, $n=12$, $p = .183$). Table 3 summarizes the subjects's performance for each comparison.

Table 3. Percentage of correct trials for each subject per comparison in Experiment 1, conditions 1 and 2 and experiment 2, condition 1.

Comparison	% Correct				
	Experiment 1				Experiment 2
	Condition 1			Condition 2	Condition 1
	Beluga whale	Bottlenose dolphins		Beluga whale	Beluga whale
	Y	M	SH	Y	Y
<i>1 versus 2</i>	67	67	67	83	50
<i>1 versus 3</i>	50	50	100	67	67
<i>1 versus 4</i>	100	83	6	67	67
<i>1 versus 5</i>	83	4	67	83	50
<i>2 versus 3</i>	67	83	67	83	83
<i>2 versus 4</i>	67	67	100	50	50
<i>2 versus 5</i>	67	83	100	67	67
<i>2 versus 6</i>	83	67	83	50	5
<i>3 versus 4</i>	100	67	67	100	67
<i>3 versus 5</i>	50	33	8	50	100
<i>3 versus 6</i>	100	67	67	67	100
<i>4 versus 6</i>	67	100	100	50	50

Discussion

Results in condition 1 confirm that cetaceans can discriminate between quantities when they are presented simultaneously but, contrary to what has been found in most species studied so far on relative quantity judgments (e.g., monkeys: J. R. Anderson, Awazu, and Fujita, 2000; chimpanzees: Boysen and Berntson, 1995; Dooley and Gill, 1977; Silberberg and Fujita, 1996; orangutans Call, 2000; chimpanzees and gorillas Hanus and Call, 2007; elephants Irie-Sugimoto et al., 2009; sea lions: Abramson et al., 2011; dogs Ward and Smuts, 2007 and parrots Aïn et al., 2009), including bottlenose dolphins (Jakkola et al., 2005), the pattern of errors was not affected by the ratio between the two

quantities, something that has been only previously reported to occur in elephants (Irie-Sugimoto et al., 2009), dogs (Ward and Smuts, 2007), and chimpanzees (Beran, 2004).

Although dolphins have been shown to possess the capacity to detect objects by echolocation, they did not pass the pre-test phase in the echoic condition (condition 2), when the 1 versus 0 pair was presented. We do not have an explanation for this result. Perhaps they did not understand what they were asked to do in this condition or they were habituated not to use echoic modality. The beluga whale also chose the box with the larger quantity at a significantly greater frequency than the smaller one in the echoic condition (condition 2). The total amount of elements between quantities explained most of the variability in our data. In particular, performance decreased as the total amount of elements increased.

Results in condition 2 add new evidence in another cetacean species, the beluga whale, of the use of the capacity of relative quantity judgment without using eyesight, that is, under an echoic condition. It is found that the total amount of elements turns out to be the variable that better accounts for the pattern of errors; thus, the greater the total quantity of items, the worse was her performance.

Experiment 2: Non-simultaneous presentation

Condition 1: successive presentation

Methods

Subject

In this condition we tested one *Bottlenose dolphin*, Mancha (*MA*).

Apparatus

We used the same methacrylate transparent boxes as in condition 1 of experiment 1, but in this case the boxes were placed outside the pool. To hold them out of the water, we attached the boxes to two horizontal methacrylate braces and fixed the whole set in the floor outside the pool in a manner that held the boxes in a fixed orientation that was maintained throughout all trials. In addition, an opaque lid with a hinge was placed on each of the boxes.

Procedure

We used an operant conditioning procedure. The selection of this new conditioning approach was due to the fact that presentation of the successive amounts, while maintaining the inspection times and keeping the subject in the “watching” point, was far more difficult in an underwater setup, so we went to a presentation on the surface. But the presentation on the surface had the disadvantage that, given that the subject was used to conditioning procedures for learning to perform complex behaviors every day, the option of making a spontaneous choice, as was intended in our tests, was hindered by the trainers’ presence (*MA* showed a tendency to wait to see what she was expected to do).

MA was trained to choose the larger quantity in a sequential modal presentation using just a few specific training pairs (e.g., 0 versus 1, 1 versus 4, and 2 versus 5). Then, generalization of this rule was later tested by presenting the subject with novel pairwise comparisons. All other combinations (8 versus 2; 7 versus 4; 10 versus 4 and 8 versus 5) were presented for the first time during the testing phase.

i. Training

Initially, the discrimination was simplified as much as possible using only a single pair: 0 versus 1. Reinforcement followed when the subject chose the box containing the 1 piece of fish. Later on, when *MA* performed correctly on the 1 versus 0 pair, she was trained with the other quantities.

The general testing procedure was similar to that of conditions 1 and 2 in experiment 1, but in this case, choice of the stimulus designed as correct (the larger quantity) was reinforced by delivering 3 to 4 fishes, which was the standard (amount of) reward in any correct behavioral performance outside the experiment (during management practices and during public shows). In case of a wrong choice, no fish reward was given. Unlike in experiment 1, in the present condition the two sets of quantities were presented successively instead of simultaneously, and none of them was perceptually available at the time of choice (see Call, 2000). T_2 removed the lid from one of the boxes while leaving the other box covered (Figure 3; step one). After 5s had elapsed, he covered the first box with the lid, uncovered the second box (Figure 3; step two) and waited 5s before covering it again. Then, T_2 waited an additional 3 s and gave a signal (hand clapping) to let the subject make her choice by touching one of the two boxes with her rostrum (fish always out of T_2 's view) (Figure 3; step 3).

Each of the daily sessions consisted of a total of 10 trials. The left-right position of the larger quantity changed in a quasi-random sequence. Once the performance reached the 80% correct responses we turned to run the test session.

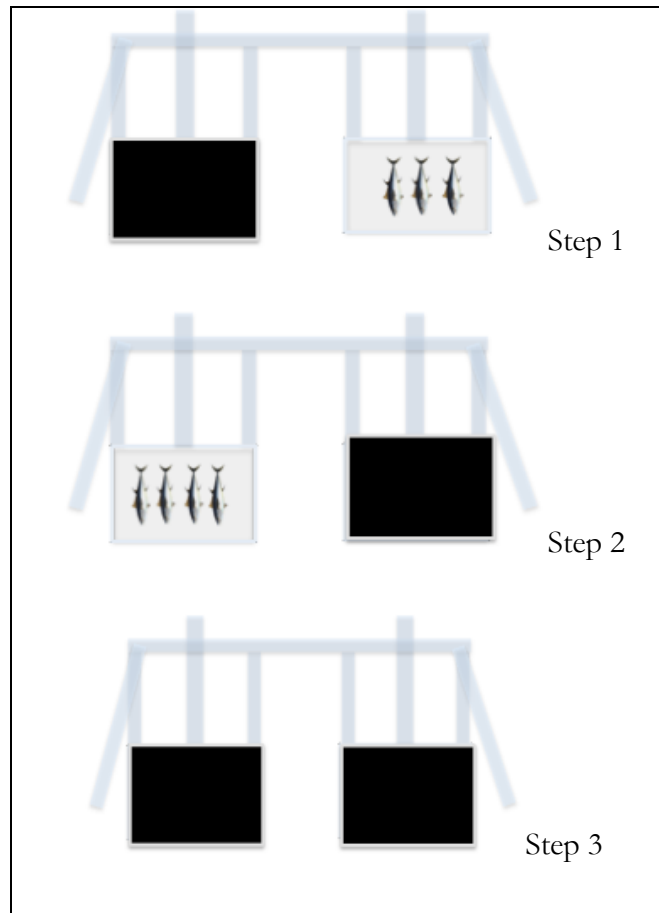


Fig. 3 Successive presentation experimental set-up.

ii. Testing

The procedure was the same as that used in training sessions but now trials were run double blind. *M4* was presented with four different novel numerosities: 8 versus 2 and 7 versus 4, followed by the already trained 4 versus 1 discrimination; and 8 versus 5 and 10 versus 4, followed by pre-trained 5 versus 2 trials. The novel comparisons were chosen so that one of them had the same ratio as the trained comparisons and the other had the same difference. Moreover, two of the comparisons had as the small quantity the one trained to be chosen in the training trials in order to discard any possible explanation by associative learning. *M4* received a total of 12 trials for each new

set of quantities. Each testing session consisted of 10 trials, eight trials containing previously trained pairs of quantities and two test trials for the novel configurations. When presenting the new quantities, every choice, whether correct or incorrect, was rewarded in order to discard any associative learning account. Distance between the fishes inside the box was varied during the session, in order to control for the size of the area they covered in the box. To rule out potential motivational effects, prior to each test trial, we required the animal to undergo pretest trials: the subject had to succeed in three consecutive trials with the trained pairs (4 *versus* 1 test [for 8 *versus* 2 and 7 *versus* 4] and 5 *versus* 2 test [for 10 *versus* 4 and 8 *versus* 5]).

Data Scoring and Analysis

Data Scoring was identical to that of Experiment 1. Binomial tests were performed to determine whether the subject performed above chance levels ($p = 0.5$) when comparing successively presented quantities.

Results

In the successive presentation condition, all of the analyses were conducted on the data from novel numerosity pairs only. Overall, *MA* chose the correct option on 75% of the generalization trials (binomial test, $n = 48$, $p = .001$). Although we do not have enough pairs of comparisons to analyze the patterns of errors related to other variables, we can see that *MA*'s performance seemed to improve as the disparities of comparison increased. Thus, *MA* performed correctly in 75% of the 8 *versus* 2 pair trials, 67% of the 7 *versus* 4 and 8 *versus* 5 pair trials, and 92% of the 10 *versus* 4 pair trials. That is, she correctly chose the one set with the larger amount.

Condition 2: sequential item-by-item presentation

Methods

Subject

The Beluga whale of experiment 1, Y, was tested in this condition.

Apparatus

We used a pair of identical square shaped opaque buckets (40 cm depth and 25 cm in diameter). These buckets were presented above the surface in a wooden platform, thus making them visually but not echoically perceptible, since belugas and dolphins cannot echolocate in air, because of the impedance mismatch between water and air is too great (Au, 1993).

Procedure

The trainer placed both buckets on the platform in an upright position, approximately 60cm apart in front and 70cm away from the subject. The trainer first took out pieces of fish from a cube and dropped them one at a time into each bucket in full view of the animal, starting with the left bucket and then the right one. In doing so, the subject could only see one item at a time falling into the buckets and/or listen to the sounds made when the food hit the bottom of the bucket. The buckets were high enough so that the subject could not see its content. Once the last fish was dropped into the right bucket, the trainer moved the platform in order to place the buckets within the subject's reach so that she could make her choice. The trainer took away the unselected box and gave to the subject the amount of fish placed in the chosen box.

As in the other conditions, we required the animal to undergo pretest trials prior to each testing sessions. In these pretest trials, the animal was shown two buckets; one bucket was baited with one piece of fish and the other was baited with 6 pieces of fish. Since this test placed higher demands on

the subjects and in order to avoid conditioning the animal to learn the rule “go where there is any food versus no food” when too many pretest trials were presented, we decided to use 1/6 pretest trials instead of 1/0 (used in experiment 1). By doing so, we tested with two different amounts of reward (a test-analog task) but with a quantity comparison (1 versus 6) easier to grasp than any other presented in the testing session.

After the presentation, the experimenter looked down to avoid cuing the animal. As in experiment 1, the subject received 6 times each of the 12 pairings resulting in 72 trials in total.

Data Scoring and Analysis

Data Scoring and Analysis were as in Experiment 1.

Results

In the sequential presentation condition, Y chose the box with the larger quantity at a significantly greater frequency than the smaller one (proportion = .64, binomial tests, $n = 72$, $p = 0.02$). No relation was found between performance and ratio, difference and total amount ($n = 12$; $r_{\text{difference}} = .05$, $p = .89$; $r_{\text{ratio}} = .05$, $p = .88$; $r_{\text{total}} = .17$, $p = .59$; $r_{\text{objectfile}} = -.27$, $p = .39$). Table 3 summarizes the subject's performance in each comparison.

Discussion

The one bottlenose dolphin tested in the successive presentation condition selected the larger quantity in all novel numerosity pairs when prevented from seeing both quantities at the same time. Thus, these results provide the first empirical evidence of the ability to make relative quantity judgments mentally in a cetacean. Performance seemed to improve as the disparities of comparison

increased. This suggests that the accumulator model is the likely candidate mechanism responsible for the results in this task. Nevertheless, the amounts tested make it impossible to distinguish which variable (the ratio or the differences between quantities) is the one that best explained the variation in performance.

The beluga whale selected the larger quantity at a significantly greater frequency than the smaller one. Importantly, none of the predictor variables of performance analyzed (the ratio, the difference, and the total quantity) explained the patterns of errors. Accordingly, we did not find any particularly challenging pair of quantities for the subject.

These results show for first time that some cetaceans can discriminate between pairs of quantities even when the items in each pair are presented one-by-one, confirming results from previous studies on relative quantity discrimination in other non-human species (orangutans: Beran, 2001, 2004; Call, 2000; Hanus and Call, 2007; elephants: Irie-Sugimoto et al., 2009; horses: Uller and Lewis, 2009; dogs: Ward and Smuts, 2007 and sea lions, Abramson et al., 2011).

General Discussion

The results obtained in the present study show that both beluga whales and bottlenose dolphins are capable of selecting the larger of two quantities when they are presented simultaneously as pairs of visually accessible whole sets (experiment 1, condition 1), and that, in addition, the beluga also succeeds when the stimulus is not visually available and can only be detected by echolocation (experiment 1, condition 2). The findings also reveal that both species are capable of selecting the larger of two quantities when these are presented successively, one set at a time (for bottlenose dolphins; experiment 2, condition 1) and sequentially, item-by-item (for the beluga whale; experiment 2, condition 2), and the two final pairs of sets are, therefore, not visually accessible at the time of

choice (experiment 2, condition 1) or at any time throughout the experiment (experiment 2, condition 2).

Overall, these results confirm those obtained in previous studies on relative quantity judgment of whole sets in marine mammals (sea lions: Abramson et al., 2011; dolphins: Jakkola et al., 2005; Kilian et al., 2003) and extend the evidence in two ways. First, the present study tests for relative quantity judgments in a species never tested before, the beluga whale. Second, we test this cognitive capacity in two new conditions: a (simultaneous) echoic one, in the beluga whale (experiment 1, condition 2); and a non-simultaneous one in the two species, the beluga whale and the bottlenose dolphin (successive and sequential presentations; experiment 2, conditions 1 and 2, respectively).

The results in experiment 1 parallel those reported for sea lions (Abramson et al., 2011), some non-human primates (Call, 2000; Hanus and Call, 2007), and other terrestrial mammalian species (dogs: Ward and Smuts, 2007; elephants: Irie-Sugimoto, 2009). All of the subjects chose the larger quantity above chance in the simultaneous presentation, albeit we found important inter-individual differences in the level of correct choices, with results ranging from 68% to 80%. However, success in choosing the larger quantity in experiment 1 can be based on a perceptual mechanism, as both sets are simultaneously visible to the subjects when they are asked to make their choice. To probe into the underlying mechanism, experiment 2 was run. It tested whether the subjects responded as if they were able to keep two sets of representations alive in working memory and compare quantities mentally, as the two final pairs of sets were not visually accessible at the time of choice (successive condition) and rewards were no longer visible after they were placed into the buckets (sequential condition).

The findings from experiment 2 suggest that both species are capable of mentally comparing quantities, confirming results from previous studies on relative quantity discrimination in other non-

human species (e.g., apes: Beran, 2001, 2004; Call, 2000; Hanus and Call, 2007; elephants: Irie-Sugimoto et al., 2009; horses: Uller and Lewis, 2009; dogs: Ward and Smuts, 2007; sea lions: Abramson et al., 2011). It is worth noting, however, that the beluga's score of % correct responses in the item-by-item presentation (experiment 2, condition 2) contrasts with that obtained in the whole set presentation (experiment 1), 64% versus 72% of the trials, respectively. A factor that could account for this difference is the higher attentional demand engaged by the item-by-item presentation. The sequential, item-by-item presentation condition that we tested was aimed at investigating the extent to which belugas can assess relative quantities on a task a bit more demanding cognitively, one that, to be solved, requires subjects to mentally represent and store two quantities that are never visually accessible, neither during the presentation, nor at the time of choice. Thus, in this case the pieces of fish to be compared are dropped one-by-one into the buckets so that the total number of pieces of fish is not directly visible to the subjects at any time throughout the task. Nevertheless, similar results have been found in primates where the results in the item-by-item presentation also contrast markedly with the performance in the whole set presentation (e.g., Evans, 2009; Hanus and Call, 2007). Remarkably, the beluga whale's performance was quite similar to that reported for sea lions (Abramson et al., 2011), i.e., 64 % overall accuracy for the beluga versus 66 % for the South American sea lion. Thus, it seems that the capacity to mentally represent and compare quantities is not just present in terrestrial mammals or amphibians, marine mammals such as sea lions and cetaceans also possess it. It is important to note that for both the echoic presentation and the item-by-item presentation, the total quantity of items turned out to be the only variable that could explain part of the variability in the beluga's performance. One may speculate that the capacity for echolocation could be responsible for a more precise "digital" mechanism, although further work is needed to investigate this possibility. The present study does not allow us to go that far.

Interestingly, the results point to the engagement of different cognitive mechanisms across species and experimental conditions. Thus, while in both species the differences in the percentage of correct choices shown in the simultaneous visual condition could not be accounted for neither by the ratio, nor by the difference, nor by the total quantity of elements, in the echoic condition the *total quantity* of elements emerged as the variable that better explained most of the variation in the beluga's performance. In the successive condition, in contrast, the bottlenose dolphins' performance improved as the *disparities* between the two sets increased, whereas in the sequential condition, the beluga's performance was related to the *total quantity* of items, as was found to be the case in the echoic condition as well.

Previous studies in various species have shown that the accumulator model is a good candidate general mechanism responsible for the capacity to discriminate the larger of two quantities, as in most cases performance has been limited by the total quantity (magnitude) and the difference (disparity) of the comparisons (human infants and adults: Barth et al., 2003; Cantlon and Brannon, 2006; Feigenson et al., 2002; Kobayashi et al., 2005; Uller et al., 1999; Xu and Spelke, 2000; chimpanzees: Beran, 2001; Boysen and Bernston, 1995; Boysen et al., 2001; gorillas: Anderson et al., 2005; orangutans: Anderson et al., 2007; Call 2000; sea lions: Abramson et al., 2011; parrots: Aïn et al., 2009; fishes: Gómez-Laplaza and Gerlai, 2011). In the present study, however, we found that with the exception of the successive condition where it seems that the results are explained by the differences between quantities (although this did not reach statistical significance), in all the other conditions we could discard the ratio between quantities as a predictor of performance when the presented quantity was smaller than 6 (the upper limit in each set used in this experiment). That is, most of our results are not compatible with predictions from the accumulator model, as success did not decline as the ratio between quantities increased. Therefore, our results differed from those reported in previous studies on relative quantity discrimination of whole sets in most other species,

including bottlenose dolphins. Nevertheless, similar results have been found in elephants, for whom no disparity effect has been established in tasks with visual and non-visual conditions (Irie-Sugimoto et al., 2009), or dogs with tasks involving nonvisual conditions (Ward and Smuts, 2007).

Thus, similar to these few studies and unlike most other published experiments, our results suggest that the subjects' choices in most of the conditions do not match the predictions from the accumulator model (in fact, for the only result that could identify a potential effect of the disparity between quantities, i.e., successive presentation with bottlenose dolphins, we do not have enough data to see if the result reach statistical significance). Besides, in condition 2 of experiment 1 we found a total quantity effect on the beluga's performance and, although not statistically significant, followed by a higher correlation with the "object file" variable. In this last case, a digital mechanism more than an analog one seems to be the responsible of RQJ. Taken together, these results suggest that cetaceans may be using a different mechanism to compare and represent quantities than previously suggested for other species. However, more experiments with larger numbers of comparisons are needed to further investigate this matter.

In this study, we provide evidence of the ability of one beluga and three bottlenose dolphins to compare different sets of quantities of items (rewards) presented simultaneously, successively or sequentially. To solve the tasks, the subjects demonstrated the capacity to deal with spatial (experiment 1) and temporal (experiment 2) discontinuity between food items when they made relative quantity judgments. Although the aim of the present set of experiments was not to analyze numerical abilities but the subjects' competence to assess and compare quantities under different presentation conditions, this study does not preclude that the relative quantity judgments reported were based on quantitative cues other than numerosness. For example, factors such as surface area, in experiment 1, or dropping duration, in experiment 2, are confounded with numerosness. In a strict sense, then, we cannot claim that the subjects have the ability of number appreciation, even

though the use of these quantitative cues might, on average, yield the same results as would numerosity (Anderson et al., 2007; Mix, Huttenlocher, and Levine, 2002). Although controlling for those factors would allow a more precise assessment of this potential numerical competence (e.g., Jaakkola et al., 2005), this would however be achieved at the expense of a diminished ecological validity and of preventing proper comparisons from being done with other studies that have used a similar protocol (Uller, 2008).

To sum up, this experimental study provides new data on the abilities to make relative quantity judgments in two cetacean species, the beluga and the bottlenose dolphin. Although the results confirmed those obtained in other species in that the subjects did manage to choose the larger of the two sets of quantities, they suggested, however, that the cognitive mechanism supporting some of the discriminations the subjects made did not fit Weber's law. In effect, several other studies suggest that a digital and analog mechanism are not mutually exclusive as it has been found that human and not human animals make use of more than a single mechanism (see Hauser and Carey, 2003; van Marle et al., 2006) depending on the task and in the size of the sets presented (e.g., in Ward and Smuts 2007, dogs seems to used a analogue mechanism for discriminating between two small sets when both sets were visible at the time of choice but not in a similar task in which the sets were not visible at the time of choice). Further studies are needed to establish the cognitive mechanisms that underpin numerical competence and to determine the extent to which such mechanisms are shared by, or unique to, different species. It will also be of interest to ascertain if there is any kind of link between the sensory modality involved in numerical discrimination, for example, sight versus echolocation, and the cognitive system engaged. It appears clear that advances in the field of numerical cognition will be enhanced if studies adopt a broadly comparative approach.

Capítulo 4: Experimental evidence of action imitation in killer whales (*Orcinus orca*)

Abramson, Z. J., Hernández-Lloreda, MV, Call, J. y Colmenares F. (*In press*).
Experimental evidence of action imitation in killer whales (*Orcinus orcas*).
Animal Cognition.

Abstract

Comparative experimental studies of imitative learning have focused mainly on primates and birds. However, cetaceans are promising candidates to display imitative learning as they have evolved in socioecological settings that have selected for large brains, complex sociality, and coordinated predatory tactics. Here we tested imitative learning in killer whales, *Orcinus orca*. We used a “do-as-other-does” paradigm in which 3 subjects witnessed a conspecific demonstrator’s performance that included 15 familiar and 4 novel behaviours. The three subjects (i) learned the copy command signal “Do that” very quickly, i.e., 20 trials on average; (ii) copied 100% of the demonstrator’s familiar and novel actions; (iii) achieved full matches in the first attempt for 8-13 familiar behaviours (out of 15) and for the 2 novel behaviours (out of 2) in one subject; and (iv) no familiar behaviour took longer than 8 trials to be accurately copied and no novel behaviour took longer than 16 trials to be copied. This study provides experimental evidence of body imitation, including production imitation, in killer whales that is comparable to that observed in dolphins tested under similar conditions. These findings suggest that imitative learning may underpin some of the group-specific traditions reported in killer whales in the field.

Keywords: social learning; imitation; “do-as-other-does” test; animal culture; killer whales

Introduction

Learning to do things the way others do them rather than learning solely from one's individual experience is considered one of the most important adaptive benefits of sociality and one of the key drivers of the evolution and development of culture (e.g., Gergely and Csibra 2006; Laland and Galef 2009; Meltzoff 2005; Tomasello 1999). The comparative study of social learning and imitation has generated considerable debate in the behavioural sciences (Bates and Byrne 2010; Caldwell and Whiten 2002; Laland and Galef 2009). In fact, imitation along with teaching have been claimed to be key defining characteristics of what makes human culture unique in the animal kingdom (Tomasello 2009). The faithful reproduction of a demonstrator's behaviour via imitation, often considered a hallmark of human cultural traditions, not only produces within-group uniformity at a particular point in time but also enables the accumulation of modifications over time (i.e., the ratchet effect) (Tomasello 2009).

The most convincing demonstration of imitation involves the copying of another's action in the absence of any other scaffolding information (e.g., copying of results or copying the consequence of an action). If the behaviour copied by the 'observer' from the 'demonstrator' is novel, that is, does not pre-exist in the observer's behavioural repertoire, the term production imitation is often used (Byrne and Russon 1998; Byrne 2002). This kind of imitation, also referred to as 'complex imitation' (Heyes in press), 'imitative learning' (Tomasello 1996), or 'true imitation' (Zentall 2006), is thought to reflect the operation of complex cognitive processes (see Zentall 2006), and to bring about important functional consequences, including the non-genetic transmission of potentially fitness-enhancing information that may drive intergroup differentiation and intragroup transmission of local traditions.

Although there is a considerable body of work on imitation in birds, most studies on mammalian imitation have focused on great ape species and, recently, on dogs as well (see Huber et

al., 2009; Zentall 2006 for reviews). However, there are other mammalian species which should theoretically be expected to evolve some of these social learning skills, as they exploit socioecological niches that have selected for some convergent adaptations such as large brains, long juvenile periods, complex sociality, and coordinated hunting tactics. Cetaceans are clearly a case in point; in fact, dolphins are often mentioned in reviews of imitation research as holding promise for the possession of cognitive skills comparable to those of great apes (Herman 2002; Marino 2002; Yeater and Kuczaj 2010). Experimental evidence for the ability to imitate in cetaceans has been demonstrated only in the bottlenose dolphin, for vocal imitation (Richards, Wolz, and Herman 1984, Richards 1986), and for action imitation (Bauer and Johnson 1994; Herman 2002; Xitco 1988). Specifically, in action imitation Xitco (1988) reported that two dolphins could be trained to imitate a human or another dolphin on command for familiar as well as for novel behaviours. Bauer and Johnson (1994) extended these results by training two naïve dolphins to imitate a set of familiar and two completely novel behaviours on command, although neither dolphin imitated the novel behaviours. In other studies, dolphins also showed the ability to copy behaviours presented to them via television (Herman et al., 1993) and to “repeat” the last behaviour they themselves produced, which could potentially be seen as imitation of their own actions (Mercado et al., 1998). Finally, dolphins were able to perform a variety of uninstructed new behaviours created by themselves together in close synchrony both in timing and characteristics (Herman, 2002; 2006), a performance that requires imitative skills. Like dolphins, killer whales have relatively large brains, advanced social systems, and high trainability, which make them share many striking parallels with primates (Marino et al., 2007; Yurk, Barret-Lennard Ford and Matkin 2002). However, unlike dolphins (and primates), killer whales’ cognitive abilities are largely unknown. Killer whales are often presented as representative species of potential non-human cultural traditions with group-specific vocal repertoires and motor behaviours (Rendell and Whitehead 2001). Although the existence of social traditions does not prove

imitative learning per se, there have been observational reports of specific behavioural tactics in killer whales, which suggest that imitative learning might be at work. Examples include: the intentional beaching to capture sea lions that occurs in the Crozet Islands and in Punta Norte, Argentina (Guinet 1991; Guinet and Bouvier 1995; Lopez and Lopez 1985), the rubbing on gravel at particular beaches (Bigg et al., 1990; Matkin et al., 1997), the ‘greeting ceremony’ observed in the Southern Residents (Osborne 1986), the ‘carousel feeding’ technique used by killer whales off Northern Norway to herd and prey on herring schools (Similä and Ugarte 1993), the benthic foraging on stingrays in shallow water of the North Island of New Zealand (Visser 1999), the endurance–exhaustion technique to capture bluefin tuna in the Atlantic (Guinet et al., 2007) and the “cooperative wave-washing behaviour” displayed by type B killer whales in the Antarctica to take seals off the ice floe (Smith et al., 1981; Pitman and Durban 2012). In light of these observations, several researchers have suggested that the killer whales’ calls, dietary preferences and foraging behaviours have strong cultural components and have hypothesized that imitation is probably the main social learning mechanism involved (Barrett-Lennard and Heise 2007; Deecke et al., 2000; Ford 1991; Weiß et al., 2010; Yurk 2003). In contrast, other scholars have argued that the evidence for imitation in killer whales is weak at best and that their “cultural traditions” can be explained by other less complex learning processes (Caro and Hauser 1992; Galef 2001). To elucidate the social learning mechanisms that underpin these “cultural traditions”, experimental studies are necessary.

The aim of this study is twofold. We investigated whether killer whales were capable of imitating on command the actions performed by a conspecific demonstrator. The “Do-as-other-does” method used in the current study offered us two major benefits. First, it allowed us to determine whether imitation (i.e., copying the demonstrator’s action) rather than emulation (i.e., copying the results of the demonstrator’s action) was at work, as the demonstrator’s actions did not produce changes in the environment (Carpenter and Call 2009). This paradigm has been used with birds (Moore 1992),

primates (Call 2001; Custance et al., 1995; Myowa-Yamakoshi and Matsuzawa 1999; Tomasello et al., 1993), dogs (Topal et al., 2006; Huber 2009), and dolphins (Bauer and Johnson 1994; Herman 2002; Xitco 1988). Second, it allowed us to test killer whales' capacity to imitate both familiar and novel actions (see below). By novel actions we mean actions that have never been trained or displayed by the subjects (Whiten 2000). The latter kind of imitation, dubbed production imitation (e.g., Bates and Byrne 2010; Byrne 2002), is more cognitively demanding than the former because it entails an individual acquiring a new motor schema out of components in its pre-existing repertoire, just from watching a more expert demonstrator (Byrne 2002, Byrne and Russon 1998).

Methods

Subjects

We tested 3 killer whales, *Orcinus orca*, housed at Marineland Aquarium in Antibes, France: "Val" a 13 year-old male, Inouk a 10 year-old male, and Wikie a 8 year-old female. All subjects were born in the aquarium, were mother-reared and lived together in a social group, with access to five differently-sized pools. All subjects had been trained for a variety of examination and exercise behaviours with standard operant conditioning procedures and fish/tactile positive reinforcement. During experiments, subjects were tested in pairs in their pools and were not food deprived. Testing was interrupted if subjects refused to participate.

Procedure

General procedure

Forty-eight experimental sessions were conducted. Each session consisted of 8 to 12 trials, lasting approximately 20-45 minutes altogether. There were one to three sessions per day, 6 to 7 days a week. Some sessions were terminated earlier if subjects were distracted or disinclined to participate (this occurred in just one session). To run the experiments two trainers were needed, one to give the signal to the demonstrator (T_D) and another to give the copy command to the subject (T_S). Subjects were positively rewarded with fish and with tactile and voice reinforcement signals whenever they yielded a correct response. They received no reinforcement following errors. Reinforcement of the demonstrator was not contingent upon the response of the subject. The study comprised three phases. *Phase 1* involved training the subjects to respond to the gesture-based command “copy” (“Do that”) given by the trainer. *Phase 2* involved testing the subjects’ response to the trainer’s copy command when the demonstrator performed familiar behaviours, that is, behaviours that the subjects had already seen others perform and had performed themselves. We only report behaviours that were tested at least five times, unless the subject copied them earlier. Finally, in *phase 3*, the subjects were tested with novel behaviours, that is, behaviours that were unknown to the subject in terms of neither having been exposed to them nor having been performed by him/her previously. Behaviours performed by demonstrators were grouped into three categories: a) Familiar behaviours, they were used when the subjects were trained to respond to the copy command given by the trainer (phase 1) and subsequently, during the testing sessions, when the subjects had already learned to respond to the trainer’s copy command and were requested to do what the demonstrator was doing (phase 2); b) familiar behaviours that were used during the testing sessions (phases 2 and 3), but not during the training sessions (phase 1); and c) novel behaviours (phase 3), learned by one of the

subjects (the demonstrator) and unknown to the others (each killer whale was tested with two novel behaviours), (see Table 1 for the complete list of behaviours examined in this study and Table 2 for a summary of the behaviours used in each phase by subject). All familiar behaviours used in this study were not part of the killer whales' natural repertoire but the result of the trained set of actions that subjects regularly were requested to perform during the aquarium shows and veterinary examinations. All sessions were videotaped by two video cameras located across and above the tank in a position that provided a full view of the two subject-trainer pairs and the entire tank.

Phase 1: Training sessions

The design of the training sessions was inspired by a previous “squirt game” that one of the trainers used to perform with two of the study subjects. The game can be described as follows. While the two whales were located in adjacent pools, the trainer gave the “squirt signal” to the two subjects, so that both were required to do the action in tandem, and they responded by squirting each another. Then, we took advantage of this set up and expanded it. Thus, we requested these two subjects to do the same thing, but now with another familiar behaviour that had never been requested in this new context. This time the signal was directed to one of the subjects (Val) and was relatively hidden from the other (Wikie). As soon as the demonstrator started to perform the behaviour, the trainer directed her sight to the subject, looking at her and directing her attention by pointing at the demonstrator. Surprisingly, the subject reproduced the demonstrator's action, generalizing the “game” in a single trial. Nevertheless, it is important to note that, at this stage, the subject could see the signal that the trainer gave to the demonstrator, even though it was not directed at her. From here onwards the two individuals, demonstrator and subject, facing each other in two contiguous pools separated by a corridor (1.5 meters wide approximately), where the trainers (T_D and T_S) stood back to back facing the demonstrator and the subject, respectively. The demonstrator was first required to perform a

randomly selected familiar behaviour by T_D . When the demonstrator performed the required action, T_S directed the subject's attention to the demonstrator by pointing at her/him and introduced the command copy (a visible gesture made up for this purpose). This sequence was repeated until the subject produced any action. Unexpectedly, as every tested subject copied the demonstrator's behaviours in 70% of the trials (the correct criterion performance set to go to the test phase) from the very beginning, individuals received just one to two training sessions with a total of 10 to 37 trials depending on the subject. Since the subjects copied the demonstrator's actions from the very beginning, we decided to introduce four to six different actions (as shown on Table 2) in this training phase, instead of just one or two, in order to prevent the animal from learning the copy action as an alternative second signal for previously known behaviours. (The reason for doing this was because trainers sometimes used two different signals for the same action).

Testing sessions: General procedure

Throughout all testing sessions both trainers were positioned at different sides of a white wooden panel of 2 m x 1 m placed in an oblique position in such a way that the subject and the demonstrator could see each other and their trainer, but could not see the other trainer's signal. T_D was positioned to the left side of the panel and T_S was at the right side, thus, the trainers were in a position from which they were not able to see each other's signals and were cued individually by the experimenters for the conditions in which they could not see the demonstrator's behaviour and could not, therefore, assess if his or her subject had copied or not correctly. Two different setups were used, with this same panel/trainer configuration in each pool: *two different pools* (setup 1) and one *pool* (setup 2) (Figure 1). Setup 1 (*two pools*) was the set up that had been used in the training trials, with the exception that, in this case, the opaque panel was placed between the two trainers. This setup served as a control condition to rule out the possibility that the trainer who saw the

demonstrator's behaviour could cue in some way the subject. It served, as well, as a transition setup from training to the test sessions that later were carried out in the same pool (the arrangement in the training sessions was the same as in the testing conditions). The use of the same pool setup (setup 2) was necessary as some of the demonstrator's behaviours were difficult to see by the subject when both whales were placed in two different pools. Nevertheless, given the nature of the behaviours performed and the kind of signals that trainers used to request, potential eye-based cues are not a realistic alternative explanation. Setup 1 was also used when particular conditions at the aquarium (or animal's circumstances) prevented us from keeping the two individuals in the same pool. In setup 2 (*one pool*), the subjects were placed in the same pool, one next to the other. The demonstrator was positioned to the left of the subject (see Fig. 2b).

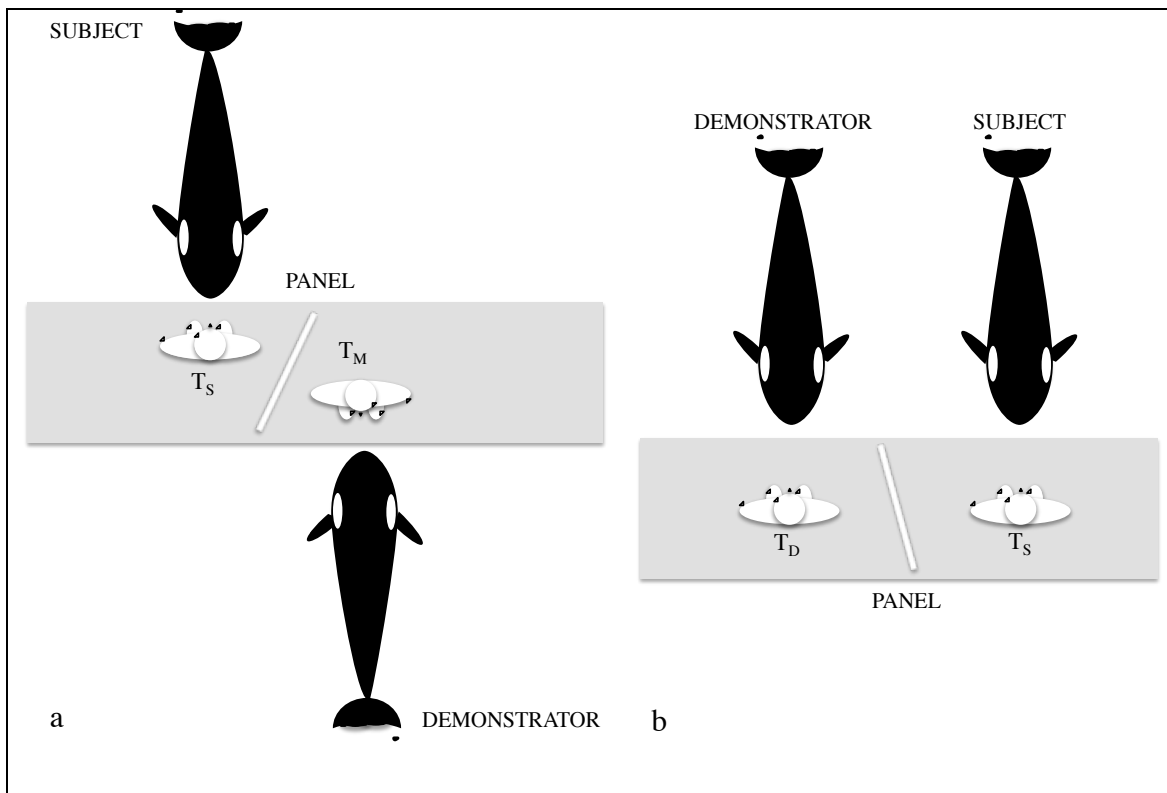


Fig. 1 Experimental set up: a) set up 1; b) set up 2

Table 1. Behaviours tested in each phase. Every behaviour is described taking as the starting point the animal facing the trainer while lying horizontally on the water's surface and in perpendicular position to the pool wall.

Familiar Behaviours	Description
Squirt (SQ)	Split water out of the surface
Song (SO)	Emit a whistling sound (vocalize out of the water)
Tapec Caudal (TC)	Slap tail continuously on water surface
Roll Over (RO)	Turn over, ventral side up and maintain the position
Houla (HU)	Rise vertically on water, half of the body on the surface and roll continuously in 360°
Pec Wave (PW)	Turn on one side, one pectoral fin out of the water, and wave it back and forth out of the surface
Pec Mimic (PM)	Pectoral fin out of water while keeping it motionless a few seconds
Pec Splah (PS)	Pectoral fin out of water while keeping it motionless a few seconds and then slap once and heavily on the water
Spy Hop (SH)	Turn 180°, back to the trainer, rise vertically on water with half of the body outside the surface
Fluke Present (FP)	Roll 180° to ventral up position, turn 180° to head tail position, take the tail out of the water next to trainer position
Tongue Out (TO)	With the head out of the water take out (showing) the tongue
No (NO)	Shake head back and forth from left to right
Yes (YES)	Nods head down up and down
Posse (PO)	Take half of the body out of the water while keeping posse with the pectoral fins and the chest in the border of the pool for one to two seconds
Fluke Wave (FW)	Dive downward to a vertical position with tail fluke protruding from the water and shaking it
Novel behaviours	Description
Inverse TapeC Caudal (ITC):	Turn over, ventral side up with the head towards the middle of the pool and the tail towards the starting point (head tail position) and make one big tail splash with tail fluke protruding highly out of the water
Barric Roll Static (BRS)	Lie in a horizontal position and turn over and over while remaining in the same place
Airplane (AIR)	Turn on one side lifting one pectoral fin out of the water first and then the same with the other side. Alternate this action in a continuous and vigorous motion.
Bottom resting (BR)	Dive to the bottom of the pool with entire body disappearing underwater in downward motion and then keep the whole body resting in a horizontal position in the bottom floor of the pool for about 10 to 40 seconds.

Table 2. Behaviours and number of trials by subject and study phase

Training	Behaviour	Number of trials		
		INOUK	VAL	WIKIE
	<i>FW</i>		5	3
	<i>HU</i>	3	5	
	<i>PW</i>	1	8	5
	<i>RO</i>		5	
	<i>SO</i>	1	4	1
	<i>SQ</i>		4	3
	<i>TC</i>	1	6	
Test: Familiar behaviour	Behaviour	Number of trials		
		INOUK	VAL	WIKIE
	<i>FP</i>		3	2
	<i>FW</i>	11	12	16
	<i>HU</i>	15	14	11
	<i>NO</i>	13	5	4
	<i>PM</i>	4	3	2
	<i>PO</i>	9	4	2
	<i>PS</i>	5	3	1
	<i>PW</i>	10	10	9
	<i>RO</i>	15	7	4
	<i>SH</i>	3	14	6
	<i>SO</i>	23	14	12
	<i>SQ</i>	11	7	9
	<i>TC</i>	21	13	11
	<i>TO</i>	2	5	2
	<i>YES</i>	8	11	2
Test: Novel behaviours	Behaviour	Number of trials		
		INOUK	VAL	WIKIE
	<i>AIR</i>	10		4
	<i>BRS</i>		6	5
	<i>ITC</i>		16	
	<i>BR</i>	19		

Phase 2: Testing familiar behaviours

The acquisition of the actions used in the training sessions and the generalization to other behaviours of the subjects' repertoire of actions was tested. Thus, new familiar behaviours shared by all subjects plus the familiar behaviours already used in the training phase were tested. Sessions consisted of one to two control trials and six to twelve test trials. Behaviours were presented with the

constraint that no more than three test trials of the same familiar behaviour could occur in a row. In setup 1, an observer judged the correctness of each trial and told the trainers to reinforce or not the subject. After a couple of sessions we used the same protocol as in phase 1, but we changed the pool configuration to setup 2, so that the subject could have a better view of the details of the model's body movements. Fifteen actions were presented in this phase, resulting in more than 100 trials altogether for each subject (Table 2). The number of trials per familiar behaviour presented to each subject varied during the study (see Table 2) for different reasons. First, our goal was to determine whether they were able to copy at all and how long they took to succeed rather than if their matching skills were behaviour specific. It is important to note that all the familiar behaviours used were actions previously trained, and in this regard we assumed that they were equally difficult to copy. Therefore, in our experimental paradigm running a similar number of trials for each behaviour was not required. Second, since subjects varied in the number of trials they required to reach the performance criterion in each of the novel behaviours, we adjusted the number of test trials per individual and per behaviour accordingly. Lastly, there were also other practical considerations having to do with animal and facility management (e.g., the testing pool was not the same throughout the study) that influenced the number of trials. Finally, our calculations for familiar behaviors also included those exemplars that were interspersed with the novel behaviours during phase 3. Trials of the familiar behaviour FP that were tested in setup 1 (opposite pools) were excluded from the analyses because we found that subjects had great difficulty seeing the demonstrator's behaviour in that setup.

Phase 3: Testing novel behaviours

We used the same protocol as in phases 1 and 2, but in this case we introduced, along with familiar behaviours and control trials, a novel or untrained behaviour that had been previously taught

to only one subject, the demonstrator, but was completely unknown to the others. Four different novel behaviours were trained and later tested. Inouk was trained to perform *Barric Roll Static* (BRS); Val was trained to perform *Airplane* (AIR) and *Bottom Rest* (BR); and Wikie was trained to *Inverse Tape* *Caudal* (ITC) (Table 1). In each session, a single novel behaviour was presented to each subject at a time. We also interspersed familiar behaviours that had been used in previous phases. Within each block of 5-12 trials, up to five trials of the novel behaviour were presented, with no more than three consecutive twice in a row. The subject received both fish and social and tactile reinforcement only for an accurate matching. Neither the demonstrator nor the subject received reinforcement for incorrect responses, or for partial matches (familiar behaviours similar to the untrained behaviours) or for reproducing only some aspect/components of the novel behaviour.

Data coding and analysis

Coding was done by the experimenters, neither of whom had been present during the training sessions. Coder 1 coded the videos several hours after the testing sessions and coder 2 coded several months after the study has been completed. One experimenter (coder 1) watched the videos of each test trial, and recorded whether the subject's action was a correct match of the demonstrator's action. For reliability analysis, a second experimenter (coder 2) watched 30% of the trials. This second coder could see the subject's actions but could not see the trainers' signal. Inter-observer reliability was excellent (Cohen's kappa coefficient for the observed behaviours was 0.97; and for the goodness of the performance was 0.95, all $P_s > 0.001$). We run exact binomial tests to investigate whether the individuals successfully copied the demonstrator's actions above chance. For the analyses of the familiar behaviours, we assumed that chance performance for each subject would be success on $1/[\textit{number of different familiar behaviour requested to be performed} + 1]$ (possibility of doing nothing) trials. We assumed a chance performance for Inouk and Wikie equals to 1/14, and for Val equals to 1/15.

Note that this is a rather conservative criterion, given that in theory, the subject had the possibility to perform any other action from the repertoire of behaviours taught by the trainers and requested usually as part of their training exercises, rather than just those requested in the test situation. For the analysis of the untrained actions, we assumed that chance performance would be success on $1/[\textit{number of different familiar behaviour requested to be performed} + 2 \textit{ novel behaviour} + 1 \textit{ (possibility of doing nothing)}]$ trials. Note that this is even more conservative, given the fact that theoretically the subject had the possibility to perform any other action rather than the untrained behaviours. Šidák adjustments for multiple exact binomial tests performed for each subject (a total of 14 for Inouk, 15 for Wikie and 16 for Val) were used to achieve a family-wise alpha of 0.05 for each subject. Since every behaviour was not tested the same number of trials, another criterion to test if individuals performed above chance for a particular behaviour is to consider as the probability test the actual proportion of times that any particular behaviour had been tested. We analysed the data using this criterion as well, but it did not change the results.

For Familiar Behaviours, following Call (2001), we judged the level of matching accuracy of each attempt using the following three-point scale. 1) Full reproduction (1), the behaviour was reproduced in its entirety; 2) Partial reproduction (0.5), when some elements of the modelled action, such as the body parts involved, or the orientation of the actions were missing, (or, for instance, doing PW, when PM is required [the pectoral fin should remain in static motion]); and 3) Failed reproduction (0): the subject performed an action that was completely unrelated to the one performed by the demonstrator. For assessing Novel Behaviours, we used a four-point scale that added the category “Almost full reproduction” (0.75) to the other three. This finer-grain scale allowed us to further identify minor differences in the level of behavioural matching (e.g., exact body orientation/rhythm) between the demonstrator’s performance and the subject’s reproduction.

Results

Training

The three subjects started copying the demonstrator's actions from the very beginning. The criterion required to reach correct performance, i.e., 70% of trials, was achieved by Wikie in just 12 trials (two sessions), by Val in 37 trials (4 sessions), and by Inouk in 11 trials (two sessions).

Familiar behaviours

All three subjects copied 100% of the demonstrator's behaviours. All behaviours were fully copied before the 8th trial and many actions were copied in the first trial: Inouk copied 8 out of 14 (57%) in the first trial; Val, 10 out of 14 (71%), and Wikie, 13 out of 14 (93%). The three subjects performed 100% correct in control trials (when subjects were asked to perform a different action from the one performed by the demonstrator). Figure 2 shows the number of trials that subjects took to achieve full matching for familiar behaviours, Table 3 shows the percentage of trials in which the subjects performed a fully copied action of each familiar behaviour, and Table 4 shows the number of trials that subjects took to produce a full copy of the action, for each of the familiar behaviours. The three subjects performed remarkably above chance in the whole study: Inouk produced full matches for 83% of the demonstrated actions, Val, 81% and Wikie 94% (all Binomial tests: $P_s < 0.001$). Analysing the actions separately, Wikie performed significantly above chance in 10 out of 14 behaviours (exact binomial tests with Šidák adjustments, $P_s < 0.05$ for all actions) and, although not strictly statistically significant, copied 2 out of 2 trials (100%) presented for each of the other 4 behaviours (binomial tests, $P_s = 0.053$ with Šidák adjustments) -note that Šidák correction resulted in a test-wise alpha of $p < 0.0032$ for Wikie and with just two trials it is not possible to reach

this criterion-; Val, in all but PO and RO; and Inouk in all but PO and TO (all $P_s < 0.004$) (see Table 3 for a description of overall performance for each action per individual).

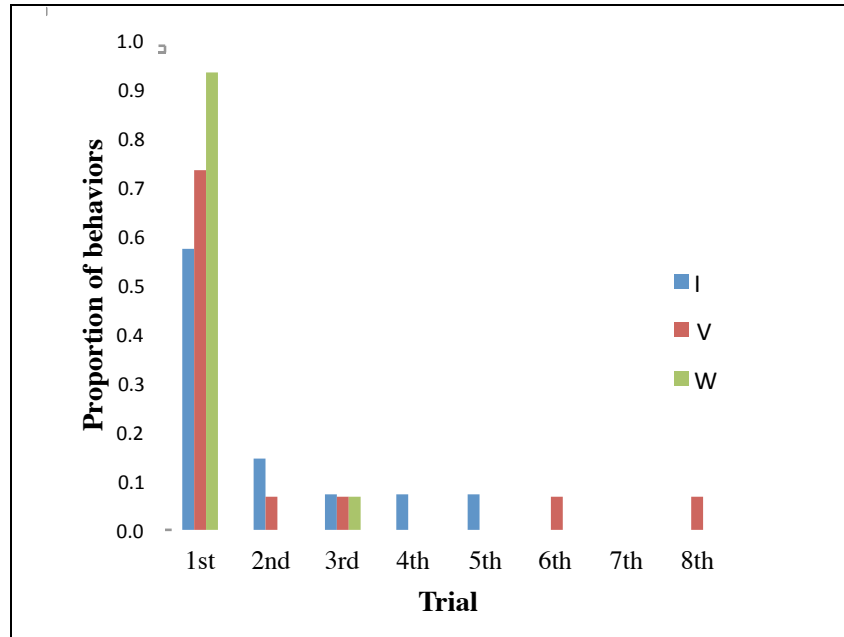


Fig. 2 Number of trials to achieve a “full reproduction” action in familiar behaviour testing.

Table 4. Number of trials to reach a full copy of the action, for each familiar behaviour.

Test	Number of trials		
	Behaviour	INOUK	VAL WIKIE
	<i>FP</i>		3 rd 1 rd
	<i>FW</i>	5 th	2 nd 1 st
	<i>HU</i>	1 st	1 st 1 st
	<i>NO</i>	4 th	1 st 1 st
	<i>PM</i>	1 st	1 st 1 st
	<i>PO</i>	2 nd	1 st 1 st
	<i>PS</i>	1 st	1 st 1 st
	<i>PW</i>	1 st	1 st 1 st
	<i>RO</i>	3 rd	8 th 1 st
	<i>SH</i>	1 st	6 th 3 rd
	<i>SO</i>	2 nd	1 st 1 st
	<i>SQ</i>	1 st	1 st 1 st
	<i>TC</i>	1 st	1 st 1 st
	<i>TO</i>	*	1 st 1 st
	<i>YES</i>	1 st	1 st 1 st

*. It was just presented twice and the subject did not copy.

Novel behaviours

All three subjects copied correctly 100% of untrained behaviours. All behaviours were fully copied before the 16th trial and two novel actions were copied in the very first trial (see Table 5 for further details). Considering all the trials with novel behaviours, Inouk copied 41% of the actions (Binomial test: $p < 0.001$, $n = 29$), Val copied 57% of the actions (Binomial test: $p < 0.001$, $n = 21$) and Wikie copied 100% of the actions (Binomial test: $p < 0.001$, $n = 15$). It is important to note that for a copy to be considered a full match we adopted a rather strict criterion, individuals had to perform the same exact string of motor actions as well as the position and place in the pool where the actions were performed (for an example see online resource ESM_5.mpg). However, a closer look at the first attempts revealed that even in the trials in which their responses were incorrect, almost all subjects' actions appeared to be somehow influenced by the demonstrator. Figure 3 shows the subjects' performance in each trial, for each untrained behaviour analysed.

Table 3. Overall performance (percentage of correctly copied actions) with familiar behaviours (including familiar trials tested in the novel behaviours test phase). Exact Binomial tests with Sidack correction.

Behaviour	% <i>p value</i> <i>n</i>					
	INOUK		VAL		WIKIE	
<i>FP</i>			67	$p = 0.15$ $n = 3$	100	$p = 0.053$ $n = 2$
<i>FW</i>	64	$p < 0.001$ $n = 11$	83	$p < 0.001$ $n = 12$	100	$p < 0.001$ $n = 16$
<i>HU</i>	93	$p < 0.001$ $n = 15$	93	$p < 0.001$ $n = 15$	100	$p < 0.001$ $n = 11$
<i>NO</i>	62	$p < 0.001$ $n = 13$	100	$p < 0.001$ $n = 5$	100	$p < 0.001$ $n = 4$
<i>PM</i>	100	$p < 0.001$ $n = 4$	67	$p = 0.01$ $n = 3$	100	$p = 0.053$ $n = 2$
<i>PO</i>	22	$p = 0.82$ $n = 9$	60	$p = 0.029$ $n = 5$	100	$p = 0.053$ $n = 2$
<i>PS</i>	100	$p < 0.001$ $n = 5$	100	$p = 0.035$ $n = 3$	100	$n = 1$
<i>PW</i>	100	$p < 0.001$ $n = 10$	90	$p < 0.001$ $n = 10$	100	$p < 0.001$ $n = 9$
<i>RO</i>	93	$p < 0.001$ $n = 15$	14	$p = 0.99$ $n = 7$	100	$p < 0.001$ $n = 4$
<i>SH</i>	100	$p = 0.004$ $n = 3$	43	$p = 0.001$ $n = 14$	67	$p = 0.003$ $n = 6$
<i>SO</i>	91	$p < 0.001$ $n = 23$	100	$p < 0.001$ $n = 14$	100	$p < 0.001$ $n = 12$
<i>SQ</i>	100	$p < 0.001$ $n = 11$	100	$p < 0.001$ $n = 7$	100	$p < 0.001$ $n = 9$
<i>TC</i>	86	$p < 0.001$ $n = 21$	100	$p < 0.001$ $n = 13$	91	$p < 0.001$ $n = 11$
<i>TO</i>	0	$n = 2$	100	$p < 0.001$ $n = 5$	100	$p = 0.053$ $n = 2$
<i>YES</i>	90	$p < 0.001$ $n = 8$	73	$p < 0.001$ $n = 11$	100	$p = 0.053$ $n = 2$

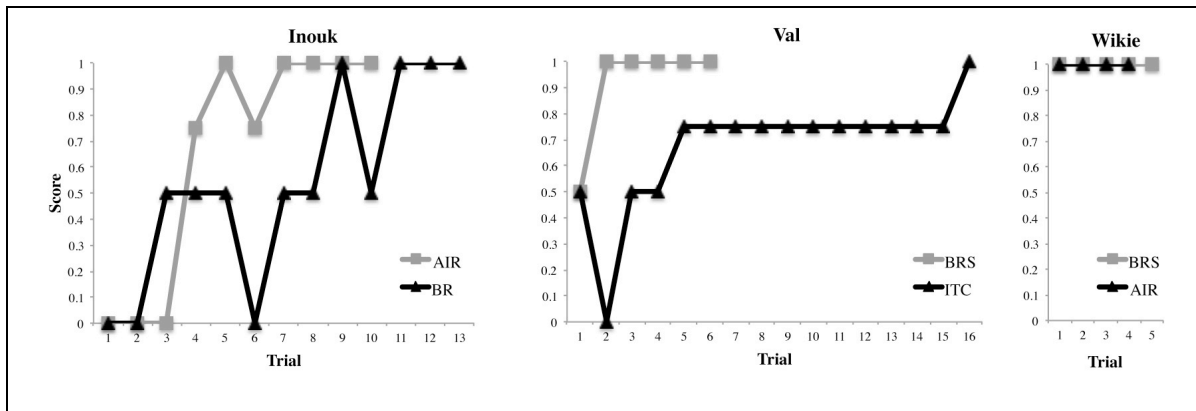


Fig. 3 Individual performance, by trial, in the copy of the new behaviours. Scores: 1 (full reproduction); 0.75 (“almost full reproduction”); 0.5 (partial reproduction) and 0 (failed reproduction).

Discussion

This study produced experimental evidence of action imitation in the killer whale, a close relative of dolphins, the cetacean species that has received most research attention in this area (e.g., Herman 2010; Marino 2004). In the current study, killer whales learned to use the trainer’s copy command quite quickly. In particular, they started responding to the trainer command after 20 trials on average (range 11-37), and produced full matches of their conspecifics’ behaviour no later than the 8th and 15th attempt for familiar and novel behaviours, respectively. As a matter of fact, an average of 71% familiar actions (range 53-87%) and 50% (2 out of 4) untrained actions were copied in the very first trial (see Table 4 and 5). Moreover, the three subjects copied 100% of the demonstrator’s familiar and novel actions tested ($n=15$ and 4, respectively). One of the subjects performed above chance for all 15 familiar behaviours and the other two subjects performed above chance for 14. As for the 4 novel behaviours tested, the three subjects performed above chance for all four.

Table 5. Number of trials for each novel behaviour tested, trial number in which the demonstrator's action was fully copied and number of trials in which each behaviour was fully copied after first full matching.

Behaviour	<i>INOUK</i>			<i>VAL</i>			<i>WIKIE</i>		
	N of trials	First Trial	% correct after 1 st copy	N of trials	First Trial	% correct after 1 st copy	N of trials	First Trial	% correct after 1 st copy
<i>AIR</i>	10	5 th	80				4	1 st	100
<i>BRS</i>				6	2 nd	100	5	1 st	100
<i>ITC</i>				16	16 th				
<i>BR</i>	13	9 th	80						

The short training period that killer whales required to learn the copy command compares quite favourably with that observed in great apes and even dolphins. Thus, apes took from 3 months (Custance et al., 1995), to 8 months (Myowa-Yamakoshi and Matsuzawa 1999), and up to 9 months (Carrasco et al., 2009); naïve dolphins took from hundreds to 1000 trials (Bauer and Johnson 1994); and dolphins, previously trained in tandem exercises, took from 17 to 26 training sessions (Herman 2002; Xitco 1988). It is also worth noting that in this study, killer whales showed little difficulty associating the trainer's signal to their copying response and they generalized a single "mimic" signal to several familiar and untrained actions (Table 2).

With respect to the familiar actions, killer whales were equally skilful at fully matching simple (e.g., PS) and complex actions (e.g., TP). Similarly, killer whales were equally capable of fully reproducing simple (e.g., BRS and AIR) and more complex untrained actions (e.g., ITC or BR), even though it took them longer to fully match complex actions. On the few trials in which the killer whales made errors, most of them tended to reproduce the major components of the demonstration nonetheless (Figure 3).

The three killer whales of this study matched, extended and in one case outperformed dolphins in imitating untrained actions in a similar "do-as-other-does" task. In Xitco's experiment (1988), one

dolphin mimicked two of three novel behaviours demonstrated by another dolphin, both on the second trial, and another dolphin mimicked one of three novel behaviours on the third trial (Herman 2002). Finally, in Bauer and Johnson's study (1994), two dolphins did not imitate novel behaviours, whereas the three killer whales of this study copied successfully all untrained actions they were presented with; in fact, one of them achieved full matching in the first attempt for both novel behaviours presented.

Experimental studies have shown that imitating others' actions on command is a difficult skill to train (Carpenter and Call 2009) since this ability requires the animal to understand the concept of imitation (Whiten, 2000). It has been reported that enculturated apes, i.e., individuals raised or trained by humans, are much better at imitating following demonstrations of actions than naive apes (see Call and Tomasello 1996). As it has been argued for enculturated apes, it is conceivable that the fast and accurate behavioural matching observed in the present study was due to their long and continuing history of training to respond to human commands. In fact, Bauer and Johnson (1994) suggested that the failure of the dolphins they studied to imitate might well be because they were undertrained. Nevertheless, the differences in the speed to learn to respond to copy commands in "do-as-other-does" tasks between killer whales, dolphins and great apes still remain (Herman 2002; Xitco 1988).

Taken together these results suggest that killer whales may be particularly skilled in matching others' actions. A case can be made that delphinids possess a natural capacity and propensity to imitate other conspecifics' actions, the expression of which can be primed and exacerbated under certain conditions, for example, when they are involved in naturally occurring social interactions, when they are exposed to ecological demands that require highly synchronous and coordinated group activities such as hunting, or when they participate in training sessions in a captive setting (see Baird 2000; Herman 2010; Pitman and Durban 2012; Yeater and Kuczaj 2010). Although

behavioural synchrony can be achieved by other cognitive mechanisms such as response facilitation by priming (Byrne 2009), this category of social learning does not apply, however, when subjects reproduce a demonstrator's novel action. We observed one anecdote that illustrates cetaceans' natural inclination and ability to copy others' actions. One day, the two-month-old calf of one of the subjects (Wikie's), who was always by her mother's side, spontaneously produced a half of the untrained behaviour AIR and an accurate match of two behaviours (SO and FW) performed by her. She did so after a delay of 10 and 12 seconds, respectively.

One of the functions that imitation appears to fulfil in some species is primarily social (Bates and Byrne 2010). A strong proneness to imitate the actions of members of your own group may fuel intergroup differentiation and intragroup identity (Byrne 2009; Carpenter 2006; Meltzoff 2005). Field studies of killer whales have shown that their call structure reflects relatedness and social affiliation (Deecke et al., 2010). Similarly, it has been suggested that killer whales' dietary preferences and foraging behaviours have strong cultural components (Barrett-Lennard and Heise 2007). Certainly, killer whales are remarkably conformists about the type of food they eat (Baird 2000; Barret Lennard and Heise 2007). In fact, recently it has been proposed that cultural differences in the form of learned behaviours between ecologically divergent killer whale populations have resulted in sufficient reproductive isolation despite sympatry to lead to incipient speciation (Riesch et al., 2012).

In conclusion, this study adds new data on imitation in a cetacean species, the killer whale, lends further support for action imitation in the delphinids and raises important questions regarding the evolution of convergent imitation abilities between species as phylogenetically distant as are great apes and cetaceans (Marino 2002). Along with chimpanzees, killer whales and dolphins have occupied a central stage in the animal cultures debate (e.g., Laland and Galef 2009; Laland and Janik 2006, for recent reviews). Field biologists have described several communicative vocal and motor patterns and foraging tactics that display group-specific signatures in cetaceans, mainly whales and

dolphins (Sergeant and Mann 2009; Whitehead 2009; Yurk 2003). It has been argued that since neither ecological nor genetic factors appear to account for such intergroup differentiation, these apparently fitness-enhancing behaviours are likely to be learned socially, and therefore, they might be interpreted in terms of cultural traditions. This hypothesis has been met with strong opposition (e.g., see commentaries on Rendell and Whitehead's 2001 paper) because the identification of the precise cognitive processes that underpin culture requires experimental approaches (e.g., Galef 2009; Tomasello 2009). The present study shows that killer whales, like bottlenose dolphins, may engage in imitative learning. Additional experiments are needed to further elucidate the nature of killer whales' imitative skills.

Capítulo 5. Discusión general y conclusiones

Discusión general

En los trabajos presentados se adaptaron y aplicaron dos escalas extraídas de la Primate Cognition Test Battery (PCTB; Hermann et al., 2007) a diferentes especies de mamíferos marinos, una perteneciente al dominio de la cognición física y otra al dominio de la cognición social.

En lo que respecta al dominio de la cognición física, se investigaron las habilidades cuantitativas y sus mecanismos subyacentes a través de la prueba de estimación relativa de cantidades (ERC) en tres mamíferos marinos, el león marino sudamericano (*Otaria flavescens*), la beluga (*Delphinapterus leucas*) y el delfín mular (*Tursiops truncatus*). Se utilizaron tres procedimientos para determinar si estas especies, en ausencia de entrenamiento, eran capaces de: 1) hacer estimaciones relativas de cantidades, es decir, si eran capaces de discriminar y seleccionar el mayor de dos conjuntos con distinta cantidad de elementos; y 2) realizar esta discriminación sobre la base de representaciones mentales.

El experimento 1, en el que se presentaron de forma *simultánea* dos conjuntos con distinta cantidad de elementos, de modo que los sujetos podían compararlos directamente (en las belugas, además, se presentó una variante no visual en la que los sujetos tenían que resolver la tarea mediante la ecolocalización), proporcionó evidencia en las tres especies de mamíferos marinos de la capacidad para hacer estimaciones relativas de cantidades, es decir, capacidad para discriminar y seleccionar el mayor de dos conjuntos. En el experimento 2, tanto en la condición 1, en la cual los dos conjuntos se presentaron de forma *sucesiva* (ambos conjuntos no presentes simultáneamente), como en la condición 2, en la cual los dos conjuntos se presentaron en forma *secuencial* (elemento por elemento), se obtuvo evidencia de la capacidad de las tres especies para realizar discriminación relativa de cantidades utilizando representaciones mentales, en lugar de basarse estrictamente en señales perceptivas (dado que en estas dos últimas condiciones la totalidad de los ítems nunca estuvo

visualmente disponible en el momento de la elección). En cuanto a los mecanismos utilizados, la mayoría de los resultados obtenidos específicamente en los cetáceos, independientemente del tipo de presentación, no son compatibles con los resultados que se han obtenido para la mayoría de las especies animales, ya que no se ajustaron al modelo del acumulador que es para el que se ha encontrado mayor evidencia empírica entre las especies animales no humanas (Anderson, Awazu, y Fujita, 2000; Boysen y Berntson, 1995; Dooley y Gill, 1977; Silberberg y Fujita, 1996; Call, 2000; Hanus y Call, 2007; Ward y Smuts, 2007; Aïn et al., 2009).

En lo que respecta al campo de la cognición social, se aborda el estudio experimental de la capacidad de imitación de las orcas a través del protocolo "haz lo que el otro hace". Tres sujetos observaron a un conespecífico ejecutando una acción que luego tuvieron que imitar a la orden de una señal. Los comportamientos incluyeron 15 conductas familiares y 2 nuevas para cada sujeto. Los tres sujetos aprendieron la señal de "copia al otro" muy rápidamente (20 ensayos de promedio) y fueron capaces de copiar en un 100% tanto los comportamientos familiares como los nuevos, la mayoría al primer ensayo: de 8 a 13 (de 15) comportamientos familiares y 2 de los nuevos (de 2) en un sujeto. Ninguno de los comportamientos familiares precisó más de 8 ensayos para ser copiado correctamente y ninguno de los comportamientos nuevos tomó más de 16 ensayos. Este trabajo es el primero en aportar evidencia empírica de imitación de acciones, en general, y en particular de "imitación productiva" (comportamientos nuevos), en las orcas, con resultados comparables, si no superiores, a los obtenidos con delfines en experimentos similares (Bauer y Johnson, 1994; Herman, 2002; Xitco, 1988).

Tomando en cuenta el contexto global de la diversidad de pruebas que constituyen la PCTB y, por tanto, el grado en que los trabajos experimentales aquí presentados pueden sentar las bases para una comparación con los primates humanos y no humanos, los resultados obtenidos en la aplicación de estas dos primeras pruebas adaptadas a tres especies distintas de mamíferos marinos son

preliminares. No obstante, los experimentos realizados nos permiten, en primer lugar, concluir que es posible adaptar los protocolos de esta batería de test cognitivos al medio acuático y semi-acuático en que estos animales habitan y, en segundo lugar, nos posibilitan establecer las primeras comparaciones y encontrar semejanzas e importantes diferencias tanto en el procesamiento como en el desempeño cognitivo en ambos taxones.

En lo que respecta al dominio de la cognición física, en la prueba de estimación de cantidades lo primero que salta a la vista es que, a grandes rasgos, no se encuentran diferencias importantes entre el rendimiento de los tres mamíferos marinos de este estudio y el de los primates y otras especies animales no humanas en los que ha sido estudiada dicha capacidad (monos: Anderson, Awazu, y Fujita, 2000; chimpancés: Boysen y Berntson, 1995; Dooley y Gill, 1977; Silberberg y Fujita, 1996; orangutanes: Call, 2000; chimpancés y gorilas: Hanus y Call, 2007; elefantes: Irie-Sugimoto et al., 2009; perros: Ward y Smuts, 2007; y, finalmente, loros: Aïn et al., 2009). Sin embargo, en las dos especies de cetáceos aparece una diferencia importante no sólo en comparación con los leones marinos (Abramson et al., 2011), sino con los primates y el resto de las especies animales estudiadas, en cuanto a los mecanismos cognitivos subyacentes que podrían ser responsables de su rendimiento. Así, la *ratio* entre las cantidades no es la variable que mejor predice el rendimiento ni en los delfines ni en la beluga y, en algunos casos, tampoco lo son ninguna de las demás variables tales como la diferencia y la suma total, por lo que el mecanismo subyacente parece no ser siempre un mecanismo analógico, como el propuesto por el *modelo del acumulador*, sino más bien uno de carácter digital, como podría ser el planteado por el *modelo object file*. Nuestros resultados incluso difieren de los encontrados en experimentos previos realizados con delfines mulares bajo la modalidad de presentación visual simultánea (Jaakkola et al., 2005). Es más, en ambos cetáceos encontramos que en la condición visual para ambas especies no fueron ni la *ratio*, ni la *diferencia* (efecto de la *disparidad*), ni la *cantidad total* (efecto de la *magnitud*), las variables que explicaban la

variabilidad en el desempeño. Sin embargo, resultados similares se han obtenido en los elefantes, para quienes no se encontró efecto alguno de la disparidad en ningún tipo de tarea (ni en las condiciones visuales ni en las no visuales) (Irie-Sugimoto et al., 2009), en los perros (Ward y Smuts, 2007), en los cuales tampoco se encontró correlación entre su rendimiento y la ratio, la diferencia o la cantidad total cuando los conjuntos no fueron visibles en el momento de la elección (Ward y Smuts, 2007) y, finalmente, en los chimpancés (Beran, 2004), cuando la ratio dejó de explicar el desempeño en una tarea que consistía en que los sujetos debían elegir el más grande de entre dos conjuntos una vez que el experimentador hubiera extraído dos o tres de los elementos que inicialmente se les habían presentado.

Es importante señalar que para la presentación de la condición ecoica la *cantidad total* de elementos fue la única variable que podría explicar parte de la variabilidad en el rendimiento de la beluga (mejor desempeño con suma total de elementos menores). A partir de este resultado podríamos especular que la capacidad de ecolocación podría implicar un mecanismo "digital" como el *object file*, aunque es necesario una mayor evidencia al respecto que permita dilucidar sobre los posibles mecanismos subyacentes. En lo que respecta al desempeño en los delfines en la condición sucesiva (no simultánea), nos encontramos con el único resultado para los cetáceos que podría arrojar alguna evidencia a favor de un efecto de la disparidad entre las cantidades y que, por tanto, sugeriría que el *modelo del acumulador* podría ser el mecanismo responsable de los resultados en ésta; sin embargo, no disponemos de datos suficientes para ver si existe una relación estadísticamente significativa.

Por otra parte, en la beluga el desempeño en la tarea secuencial no se mostró asociado a ninguna de las variables predictoras evaluadas (*ratio*, *diferencia* o la *suma total* de elementos). Por lo tanto, los resultados encontrados en ambas especies de cetáceos en este estudio no parecen ajustarse en todos los casos a la ley de Weber debido a que se puede descartar la ratio como el mejor predictor

del desempeño en tres de las cuatro condiciones que les fueron presentadas. No obstante, dada la cantidad de elementos utilizados en nuestros experimentos, cantidades de un máximo de 6 elementos en las condiciones simultánea y secuencial y de 10 en la condición sucesiva, no podemos descartar que con cantidades mayores el desempeño se viera afectado por estas variables.

Estos resultados sugieren que los mecanismos implicados en las dos tareas generales presentadas, 1) comparación de cantidades que están visibles al mismo tiempo y 2) comparación de cantidades que no están visibles en el momento de la elección, esto es, comparación mental de cantidades, podrían diferir entre ellas así como entre ambas especies. De esta manera, independientemente del tipo de presentación (modalidad visible/no visible, simultánea, sucesiva o secuencial) la mayoría de los resultados obtenidos en nuestro trabajo con las especies de cetáceos estudiadas difieren de los resultados que se han obtenido para la mayoría de las especies animales estudiadas hasta ahora, incluidos los experimentos previos que se han realizado en delfines mulares (Jakkola et al., 2005). Una posibilidad que se podría plantear para explicar estos resultados es que los cetáceos, al igual que los elefantes, tengan una memoria elevada y que, por tanto, el mecanismo responsable de la ERC sea un “*large object file*” (Irie-Sugimoto et al., 2009) con mayor capacidad de almacenar archivos de objetos que el resto de los animales.

Aunque el número de pruebas aplicadas es todavía escaso, nuestros estudios, sumados a los previamente realizados por otros investigadores, en particular, los llevados a cabo por R. Shusterman y colaboradores (ver Shusterman et al., 2002 para una revisión), parecen sugerir que en lo que se refiere a la cognición física (en cuanto a su cognición social se carece de evidencia experimental), los leones marinos podrían comportarse de manera similar al resto de especies de mamíferos terrestres, tanto en el éxito en su desempeño como en los mecanismos utilizados. Por otra parte, en el caso de las especies de cetáceos estudiadas, si bien su desempeño podría ser similar al de las demás especies (salvo con la nada despreciable excepción de presentar la capacidad en la modalidad no visible,

ecoica, gracias a su sistema de ecolocalización), la diferencia radicaría en los mecanismos cognitivos implicados, al menos en lo que respecta a la resolución de esta prueba específica de estimación de cantidades. Así, dentro de los resultados cabe destacar que, a diferencia de lo que se ha encontrado en la mayoría de las especies animales no humanas, a) el modelo del *object file* podría dar cuenta de algunos de los resultados obtenidos; b) es posible que en los cetáceos el límite del *object file* sea mayor que el que se suele estipular para los humanos y demás primates (de tres a cuatro elementos); y c) sin embargo, los resultados también sugieren un sistema de procesamiento analógico distinto de la ratio. Ahora bien, como hemos señalado, no podemos descartar la posibilidad de que si se pusieran a prueba conjuntos con un número mayor de cantidades, los efectos de la ratio, la disparidad y la magnitud podrían afectar al rendimiento en las tareas. Una vez más, no podemos sino insistir en la necesidad de realizar más experimentos con cantidades mayores de elementos a fin de poder caracterizar el sistema representacional de estimación de cantidades que utilizan los cetáceos.

Por tanto, en lo que respecta a la prueba de estimación relativa de cantidades, si bien el desempeño de los sujetos experimentales no distó del encontrado en otras especies, nuestros resultados cuestionan la idea de que exista un único mecanismo universal de estimación relativa de cantidades en los animales no humanos, y que éste sea el modelo del acumulador, y se hace patente la necesidad de que se investigue más en este campo, al discrepar con la mayoría de los resultados obtenidos en otras especies en cuanto a los mecanismos utilizados por éstos (Anderson et al., 2005; Beran, 2004; Beran y Beran, 2004; Brannon y Terraza, 2000, Hauser y Carey, 2003; Hauser et al., 2000, Anderson et al., 2007 Hanus y Call, 2007, Irie-Sugimoto et al., 2009). Estas discrepancias en cuanto a los mecanismos subyacentes implicados en una tarea como es la estimación relativa de cantidades ponen de manifiesto que el problema relacionado con la naturaleza de los sistemas cognitivos subyacentes, incluso después de más de un siglo de investigación, continúa siendo un asunto no resuelto y, por ende, vigente y fundamental en el estudio de los mecanismos homólogos o

análogos que poseen las especies que varían ampliamente en sus condiciones ecológicas para hacer frente a problemas relacionados con la numerosidad (Uller, 2008). Por el momento sólo podemos especular que las diferencias encontradas entre los cetáceos estudiados en cuanto a su particular modo de procesamiento cognitivo seguramente están basadas en las adaptaciones perceptivas/sensoriales propias de estos animales a una vida completamente dependiente del medio acuático (por ejemplo, adaptaciones como la multimodalidad acústica/visual y el sistema de ecolocalización) cuyas implicaciones cognitivas hasta ahora se desconocen. Aunque en última instancia estas diferencias a nivel de los mecanismos de procesamiento no parecen traer como consecuencia grandes o cruciales diferencias/discontinuidades a nivel del desempeño si los comparamos con los primates y demás animales no humanos a los que se les ha aplicado esta prueba (ver Beran, 2001, 2004; Call, 2000; Evans, 2009; Hanus y Call, 2007; Hauser et al., 2000; Irie-Sugimoto et al., 2009; Uller y Lewis, 2009; Ward y Smuts, 2007).

Además de las diferencias encontradas en la estimación de cantidades, dentro del dominio de la cognición física, en el dominio de la cognición social hallamos que en la prueba de aprendizaje social aplicada a las orcas, nuestros resultados muestran otra diferencia importante con el resto de los primates no humanos, incluyendo a los simios. Así, la tarea de aprender la orden de copia de una señal ha demostrado ser extremadamente difícil para los simios, llegando a durar un período de tres (Custance et al., 1995) y hasta de nueve meses (Carrasco et al., 2010). Si los comparamos con otras especies de delfínidos, como son los delfines nariz de botella, a los que ha sido aplicado este mismo protocolo, los resultados arrojados por las orcas no solamente apoyan y extienden los resultados obtenidos por otros investigadores en esta misma prueba, sino que incluso los superan en cuanto a la velocidad de aprendizaje (comprensión) de la señal de copia: mientras que los delfines necesitaron un promedio de 17 sesiones (Herman, 2002), las orcas solamente necesitaron de dos a cuatro sesiones. Centrándonos específicamente en la diferencia en la velocidad con que las orcas aprendieron la señal

de copia y la facilidad con la que copiaron las acciones tanto familiares como nuevas (la mayoría al primer ensayo), en esta prueba experimental de imitación de acciones al comando podríamos quizá especular que existe una diferencia específica entre los primates no humanos y los delfínidos en cuanto a la capacidad de imitación de acciones. Algunas investigaciones ponen de manifiesto que son los simios enculturizados los que presentan una mayor capacidad de imitación de acciones, lo que se ha explicado por el historial de crianza y entrenamiento al que han sido sometidos (Carpenter y Call, 2009). De hecho, los simios que han pasado la prueba de imitación de acciones son todos simios enculturizados (ver Call y Tomasello, 1996). Si bien un proceso similar de enculturización podría aplicarse al caso de las orcas y los delfines, dado su historial de entrenamiento, sin embargo, creemos que éste no explicaría totalmente las diferencias encontradas entre ambos taxones en cuanto a la velocidad de aprendizaje de la señal de copia, ya que si la enculturización fuera la única variable que explica el éxito en esta tarea entonces no deberíamos encontrar diferencias en cuanto a la velocidad del aprendizaje de la señal de copia entre los simios enculturizados y los delfínidos, y menos aún entre los delfines y las orcas dado el similar historial de entrenamiento de estas dos últimas especies de cetáceos. De hecho, incluso los delfines habían participado en experimentos previos de imitación (Herman, 2002; Xitco, 1988), mientras que las orcas nunca lo habían hecho y, sin embargo, igualmente los superaron. Por ello, creemos que una de las razones que explican esta diferencia en cuanto a la velocidad del aprendizaje y generalización de la señal de copia podría ser la existencia de una mayor predisposición natural/genética a copiar los comportamientos de los demás de los delfínidos y, en particular, en las orcas, en comparación con los primates no humanos.

Se ha señalado que uno de los elementos destacados de la singularidad y especificidad humanas en comparación con nuestros parientes evolutivos más cercanos es la presencia de habilidades socio-cognitivas especializadas, entre las cuales se encontraría de forma crucial la capacidad de imitar o copiar a los demás, habilidad que estaría presente en el ser humano desde la ontogenia temprana

(Hermann, Call, Hernández-Lloreda, Hare y Tomasello, 2007; 2010). Son estas capacidades especiales de cognición social las que posibilitan a los niños desde una edad temprana la adquisición, en interacción con los otros, de una gran cantidad de información, además de nuevas habilidades cognitivas complejas, siendo la imitación y la instrucción las habilidades que han sido presentadas como los rasgos exclusivos o quasi-exclusivos del ser humano, que han dado lugar a la emergencia y singularidad de la cultura humana (Tomasello, 1999). Un requisito fundamental y necesario para que surjan procesos culturales es que exista fidelidad en la copia de las acciones, lo cual posibilitaría la acumulación de las modificaciones que da lugar al llamado *efecto trinquete* (*ratchet effect*) (una novedad exitosa es aceptada por la comunidad, que la replica fielmente, y sobre la que se podrá hacer una nueva modificación que, si es exitosa, será reproducida fielmente y así sucesivamente). Esta acumulación de las modificaciones conductuales, tanto horizontalmente a través del grupo como verticalmente a través de las distintas generaciones, que nos permite no tener que “reinventar la rueda” de generación en generación parece el elemento definidor y distintivo de la cultura humana y sobre lo que no hay evidencia en otras manifestaciones culturales animales (Tomasello, 1999, 2009).

Si nos preguntamos sobre el origen evolutivo de esta capacidad, los primates no humanos son el grupo animal que se suele citar por excelencia a la hora de buscar ejemplos de manifestaciones culturales en animales no humanos (Byrne, 2007; Tomasello, 2009; Whiten et al., 2007). Aunque hay evidencia en los primates no humanos y especialmente en los grandes simios de la capacidad de imitar acciones (Whiten et al., 2009; Call y Carpenter, 2009; Carrasco et al., 2010), parece que esta capacidad estaría presente principalmente en simios enculturizados. Por el contrario, existe evidencia de que el resto de los simios estarían mas inclinados a resolver los problemas por sí mismos, centrándose fundamentalmente en la copia de resultados de las acciones y no tanto en los medios (acciones) utilizados para obtener esos resultados (Herrmann et al., 2007). La evidencia experimental acumulada hasta la fecha sugiere que más bien son otros mecanismos de aprendizaje social tales

como la emulación, el realce del estímulo o la facilitación social, y no procesos genuinos de imitación, los que están en la base de la mayoría de estas manifestaciones culturales que presentan los primates no humanos (Carpenter y Call, 2009; Heyes, 1996; Galef 2009; Laland y Galef, 2009; Laland y Janik, 2006; Tomasello, 1996; Tomasello y Call 1997).

Por otra parte, en el caso de los delfínidos, el resultado de nuestro experimento, junto a los experimentos previos realizados en delfines nariz de botella, apoyarían la tesis de que son procesos de imitación en el sentido de que se está llevando a cabo la copia de una acción y no la de un resultado, lo que garantizan la fidelidad en la copia. Esto podría permitir la acumulación de modificaciones a lo largo del tiempo lo que, a su vez, podrían sustentar las tradiciones culturales que han sido descritas para estas especies en trabajos de campo. En cuanto al origen evolutivo de esta capacidad en los delfínidos de imitación de acciones de otros (tanto de congéneres como de seres humanos) (Herman, 2002), se ha postulado que su origen estaría en las actividades coordinadas que llevan a cabo de forma sincrónica, que suelen observarse en grupos de delfines salvajes, y sobre la que se ha presentado también evidencia experimental. Así, Herman (2002) muestra evidencia en los delfines nariz de botella de esta capacidad de sincronía conductual (dos delfines actuando al mismo tiempo) tanto para comportamientos dirigidos por el propio entrenador como para comportamientos seleccionados y elegidos por los mismos delfines.

Así, en términos filogenéticos podríamos plantear que habría una discontinuidad entre lo enormemente desarrollada que está la capacidad de imitación de acciones en los seres humanos y la aparente preponderancia del aprendizaje social por emulación en el resto de los primates (ver Carpenter y Call, 2009). Por otro lado, los delfínidos parecerían mostrar una mayor similitud con la especie humana, en términos de convergencia evolutiva, específicamente en cuanto a esta capacidad de realizar una copia fiel de las acciones (comportamientos) de los demás miembros del grupo. Parece que, citando al primatólogo Andrew Whiten (2001) “*dolphins ape better than apes*”, aunque en el

caso de los primates se ha especulado con que la vía evolutiva que les ha conducido a alcanzar la capacidad de “imitar a los demás” sería la observación de los propios gestos (e.g., la propia mano), lo que habría dado como resultado la evolución de las neuronas espejo en los seres humanos y demás primates (ver Heyes, 2010 para una revisión), en el caso de los delfínidos es, como se ha especulado, la coordinación sincrónica en diversas actividades con el resto de los miembros del grupo (Herman, 2002). Podríamos estar hablando de un origen de esta capacidad incluso de índole más social que en el caso de los primates humanos y no humanos. El caso recientemente descubierto de las orcas antárticas de ecotipo B, que coordinan sincrónicamente sus acciones creando una ola para hacer caer a sus presas, las focas, de las plataformas de hielo y así poder capturarlas (ver Pitman y Durban, 2012) apoyaría estas ideas. Un fenómeno interesante es que, durante estas capturas, las focas no siempre son devoradas y algunas veces son devueltas a las plataformas de hielo. Este hecho ha llevado a algunos investigadores a sugerir que este comportamiento sería un posible caso de enseñanza activa de la cacería de estos animales en donde las crías de orca aprenderían las técnicas de captura de presas idiosincrásicas de su grupo familiar imitando a los adultos (Visser et al., 2008). Una situación similar de enseñanza y aprendizaje imitativo se ha relatado para el aprendizaje del varamiento intencional para la captura de leones marinos en Punta Norte, Patagonia Argentina y en las islas Crozet, territorio Francés en el océano Índico (Guinet, 1991; Guinet y Bouvier, 1995; Lopez y Lopez, 1985).

Ahora bien, a partir de esta diferencia ¿podríamos especular más aún y decir que los delfínidos son animales con mayor potencialidad “cultural” que el resto de los primates con la excepcional diferencia del caso humano? Ya hemos hablado de la relevancia que tiene la imitación en la acumulación de las modificaciones culturales y, por tanto, para la génesis de los procesos culturales humanos, ya que la fidelidad en la copia, sobre todo de las acciones, es una condición necesaria (si bien no suficiente) para que emerja la cultura, o al menos para conseguir esa cultura acumulativa que

ha sido señalada como la característica fundamental de la cultura humana (Tomasello, 1999; 2009). Aunque los datos de estudios etnográficos en ambos taxones aún carecen del nivel de detalle necesario como para permitir, por el momento, dar cuenta de la existencia de tal diferencia (ver Carpenter y Call, 2009; Herman, 2002), los estudios cognitivos en condiciones controladas, dentro de los que se encuentra este trabajo, sí que parecen sugerir una diferencia importante. En este sentido, podríamos especular que la gran diferencia entre las tradiciones comportamentales/procesos culturales entre los delfínidos y los primates no humanos, sustentada en esta “supuesta” capacidad superior para copiar fielmente las acciones de los demás miembros del grupo, reside posiblemente en los distintos ámbitos en que se expresa la conformidad que existe en el interior del grupo. Aunque en ambos taxones existe conformidad asociada a las tradiciones de cada grupo, transmitidas vía aprendizaje social, en los primates no humanos, sin embargo, esta conformidad podría atañer principalmente a las estrategias de forrajeo y al uso de herramientas (manufacturación y manipulación), mientras que en el caso de los delfínidos, ésta quizá podría extenderse aún más y abarcar tanto lo que respecta a su alimentación y a las estrategias de forrajeo (e.g., orcas simpátricas piscívoras *versus* orcas que consumen mamíferos marinos; orcas que varan *versus* orcas que crean olas para cazar pinnípedos), como a su estructura social (e.g., filopatría en ambos sexos a su grupo familiar en las orcas transientes *versus* filopatría de las hembras a su grupo familiar en las orcas residentes) (ver Baird, 2000 para una revisión), a su movilidad (grado de sedentarismo *versus* nomadismo) y posiblemente a sus estrategias reproductivas (e.g., establecimiento de alianzas, como en el caso de algunos grupos de delfines nariz de botella).

Dentro de los diferentes comportamientos idiosincrásicos de grupo que presentan los cetáceos, quizás el caso más significativo, y hasta el momento el único de su clase dentro del reino animal, corresponde justamente a las orcas. Así, recientemente se ha llegado a plantear que las diferencias culturales entre poblaciones simpátricas de orcas han dado como resultado tal grado de divergencia

ecológica que incluso ha provocado el suficiente aislamiento reproductivo como para estar dando lugar a un proceso incipiente de especiación (ver Riesch et al., 2012). Sin embargo, pese a este caso particular de posible especiación dentro de las orcas debido al aislamiento reproductivo producto de las tradiciones y de la conformidad social, y a pesar de la diferencia encontrada en los experimentos de imitación al comando entre delfínidos (incluyendo nuestro experimento con orcas) y los realizados en el resto de los primates no humanos (ver Carpenter y Call, 2009 para una revisión), existe una diferencia de grado importante con la especie humana. Así, incluso a pesar de que la copia de acciones es un elemento esencial del aprendizaje social por imitación (Tomasello, 1999) en el caso humano, a partir ya de los 12 meses de edad, el aprendizaje imitativo no se limita solamente a esta capacidad, incluyendo, además, la copia de los resultados, de los objetivos y del contexto (Carpenter y Call, 2009). Además, aun siendo cierto que la capacidad de imitación de acciones es vital para que exista una fidelidad en la copia de acciones y, por ende, para la acumulación de las modificaciones, también lo es que los procesos culturales humanos no son reducibles a esta capacidad, ya que además de incluir la copia de objetivos e intenciones, hay que incluir aspectos fundamentales como la enseñanza y los procesos de sociogénesis (Tomasello, 1999; 2009). Debido a ello, aunque creemos que se ha conseguido dar un paso importante en el estudio de los mecanismos subyacentes a las tradiciones culturales de esta especie, estamos aún lejos de dar una respuesta definitiva, entrando todo esto aún en el terreno de la especulación, dadas las limitaciones propias de nuestro experimento. Las acciones que se pusieron a prueba no están dirigidas a objetos, justamente para diferenciar la copia fiel de acciones novedosas de cualquier otro mecanismo de aprendizaje social. Por ello, en el futuro se hace necesario realizar experimentos en las orcas y demás delfínidos en los que la copia de acciones esté dirigida a objetos y que traigan como consecuencia resultados a los animales. Además, para poder establecer una comparación válida con los primates se hace necesario realizar experimentos de copia de objetivos (relacionada con la copia de intenciones), como también

investigar si la imitación en estas especies además de tener una función instrumental también tiene una función social (ver Call y Carpenter, 2009).

Tomados en el marco general de uno de los objetivos centrales de la cognición comparada, indagar sobre el origen evolutivo de las capacidades cognitivas humanas a través del estudio de especies filogenéticamente cercanas a la humana y del estudio de fenómenos de convergencia evolutiva, la evidencia presentada sobre la tendencia en las orcas a la copia de las acciones de los otros, tanto familiares como novedosas, adquieren su mayor relevancia en el marco de la “hipótesis de la inteligencia cultural humana” (Vygotsky, 1978; Tomasello, 1999; Whiten y van Schaik, 2007; Van Schaik y Burkhardt, 2011). En este contexto el presente trabajo cobra nueva importancia, ya que la mímica o copia fiel del comportamiento efectuado por un “demostrador” a través de la imitación no solamente conduce a la conformidad o uniformidad del grupo en un momento dado, sino que, tal cual se ha mencionado, también posibilita la acumulación de las modificaciones a lo largo del tiempo (i.e., *the ratchet effect*), dando lugar así a la emergencia y singularidad de la cultura humana (Tomasello, 1999; 2009).

Si bien, dentro de este marco general sobre la evolución de la cognición humana, la pregunta acerca de si la capacidad de imitación también podría estar presente en los animales no humanos ha sido una cuestión controvertida desde la fundación de la psicología (véase Caldwell y Whiten, 2002 para su revisión), en la actualidad está comenzando a resurgir otro debate, quizá aún mas candente, con el descubrimiento de las neuronas espejo (Iacoboni et al., 1999; Rizzolatti y Luppino, 2001) y que nos devuelve al debate más fundacional quizá de las ciencias del comportamiento: si el origen de esta capacidad es de naturaleza “adaptativa” (dentro del cual se integraría la hipótesis de la inteligencia cultural) o, por el contrario, podría ser explicado por los mismos mecanismos “asociativos” con los que se explica el aprendizaje animal en general.

Así, la hipótesis adaptativa, suscrita por la gran mayoría de los investigadores, sostiene que la imitación sería una capacidad que poseen sólo unas pocas especies además de la humana. La evidencia experimental sugiere que, al contrario de lo que se suele creer, los simios, en general, y los simios antropomorfos, en particular, si bien son capaces de imitar, no serían grandes imitadores, tendiendo a fijarse más en el resultado que en las acciones que realiza el modelo para conseguirlo (Carpenter y Call, 2009). Al mismo tiempo, la estructura cerebral de estas pocas especies capaces de imitar debería poseer neuronas espejo, un tipo de neurona que, si bien no es suficiente, sí es necesaria para aprender nuevos comportamientos mediante la imitación de las acciones de los demás (Iacoboni et al., 1999; Rizzolatti y Luppino, 2001). Según dicha hipótesis (e.g., Rizzolatti y Arbib, 1998; Rizzolatti y Craighero, 2004) estas neuronas serían, por tanto, una adaptación favorecida por la selección natural para comprender las acciones de los demás. Frente a ésta, la “hipótesis asociativa” plantea que las neuronas espejo son producto del aprendizaje asociativo (Heyes, 2001; 2005). Aunque esta hipótesis ha recibido mucha menos atención que la hipótesis adaptativa, las consecuencias de su validez serían importantes. Por ejemplo, si esta hipótesis fuese correcta, entonces se esperaría encontrar neuronas espejo y la capacidad de imitar en una amplia variedad de animales dadas las contingencias ambientales adecuadas y, por tanto, esta habilidad sería susceptible de ser entrenada, además de ser posible “reparar” o corregir el sistema neuronal de espejo en los humanos (como, por ejemplo, en el caso del autismo) utilizando un entrenamiento sensoriomotor (Heyes, 2010).

Creemos que las similitudes encontradas hasta ahora entre orcas, delfines nariz de botella (Herman, 2002) y demás primates humanos (Carpenter y Call, 2009) y no humanos, en cuanto a su capacidad de imitar acciones, no pueden ser atribuidas ni a la historia filogenética ni a la ecología, por lo que la convergencia encontrada solamente puede ser explicada por las características del entorno social en que ambos taxones han evolucionado, dentro del cual la capacidad de establecer acciones colaborativas coordinadas podría tener un papel fundamental (ver Moll y Tomasello, 2007). Sin

embargo, si bien nos inclinamos por esta “hipótesis adaptativa” en cuanto al origen de esta capacidad, falta evidencia experimental comparada para poder descartar la “hipótesis asociativa”, esto es, que estas similitudes se deban, en cambio, a la capacidad compartida, en mayor o menor grado, de aprender “simplemente” por asociaciones entre contigüidades ambientales.

Ya hemos mencionado la importancia de estas dos explicaciones a la luz de la evidencia neurológica del rol crucial que la capacidad de imitación juega en la adquisición y la producción del lenguaje (Rizzolatti y Arbib, 1998) y, por tanto, en el proceso evolutivo que llevó al desarrollo del lenguaje humano (Aboitiz et al., 2005). En este sentido, estas similitudes encontradas entre cetáceos (Herman, 2002) y demás primates humanos (Carpenter y Call, 2009) y no humanos en cuanto a su capacidad de imitar acciones hacen necesario explorar esta capacidad en otras especies de mamíferos, tanto marinos como terrestres. Dentro de este grupo, especies de mamíferos de cerebros grandes y de gran complejidad social similar a los primates y a los delfínidos (tales como por ejemplo los elefantes) resultan idóneas para realizar estudios comparados. Además, se suma el hecho de que, en general, estas especies carecen del nivel y el régimen de entrenamiento que suelen tener las especies de cetáceos entrenadas para espectáculos que han sido estudiadas hasta el momento. Por otro lado, como elemento de comparación, se hace necesario también explorar esta capacidad en otras especies de mamíferos con un tamaño relativo del encéfalo más pequeño, menor longevidad, y socialidad menos compleja pero con similares historiales de entrenamiento (enculturización), a fin de poder contrastar la influencia tanto de sus experiencias durante la ontogenia como de las variables socioecológicas que pueden haber influido en el surgimiento de esta capacidad.

De acuerdo con esto, en futuros estudios esperamos que las especies de socialidad compleja demuestren tener una capacidad de copia similar a las encontradas en los simios y los delfínidos y que, por otro lado, las especies de socialidad menos desarrollada tengan un desempeño inferior en esta tarea. Si esto es así, tendríamos evidencia de que la emergencia de esta capacidad no puede ser

explicada solamente por mecanismos asociativos, siendo más bien los factores evolutivos de cognición social los determinantes en mayor medida de esta capacidad en los humanos y demás animales sociales. Los resultados de este tipo de investigación constituirán un importante complemento para analizar con mayor detalle fenómenos de convergencia evolutiva y poner a prueba la relación cerebro-inteligencia propuesta por la hipótesis de la inteligencia y del cerebro social (Humphrey, 1976; Dunbar, 1998). El hecho de que la capacidad de copiar las acciones de los demás no solamente se explique por factores evolutivos de adaptaciones para la cognición social, sino que también el aprendizaje asociativo influya en el desarrollo de esta capacidad, contribuirá no solo a nuestra comprensión de cómo esta capacidad ha surgido en el transcurso de la evolución sino también a enriquecer el marco teórico que sirve de sustento al tratamiento de enfermedades en que esta capacidad no se manifiesta normalmente como por ejemplo el autismo (ver Williams et al., 2001).

Tomadas estas reflexiones en todo su conjunto, vemos que el estudio de la imitación dentro del campo de la cognición comparada en los comienzos de este siglo XXI de alguna manera se hace eco de los deseos de uno de los padres de la etología, Konrad Lorenz, quién imaginó una gran síntesis de los acercamientos funcionales, evolutivos, del desarrollo y neurológicos del comportamiento animal (Lorenz, 1981). Si bien esa síntesis aún no se ha concretado en la realidad (ver Allen, 2004), los primeros pasos ya están siendo dados con la síntesis ecológica de la cognición comparada que se ha experimentado en los albores de este nuevo milenio y del cual este trabajo forma parte. En la actualidad, la mayoría de los estudios acerca del aprendizaje animal se están realizando en el contexto de los mecanismos neurobiológicos y moleculares del aprendizaje y la cognición (Domjan y Krause, 2002), continuando también de esta manera la idea inicial planteada por Skinner de que “una descripción rigurosa al nivel del comportamiento es necesaria para una demostración de un correlato neurológico” (Skinner, 1938; Timberlake, Schaal, y Steinmetz, 2005). En este sentido, el estudio de la

imitación podría plantearse quizá como uno de los casos más representativos de esta síntesis, dado el descubrimiento y la investigación que se está llevando a cabo, por un lado, en el área de las neuronas espejo y, por otro, en el de la cognición comparada, con el desarrollo de paradigmas teóricos y protocolos experimentales cada vez mas sofisticados y específicos para el estudio comportamental de dicha capacidad. De hecho, los resultados derivados a partir de la investigación comparada de la imitación, tanto en neurociencia como en cognición, constituyen hoy en día una aportación y un tema fundamental en el desarrollo actual de la inteligencia artificial, en concreto, en actuaciones como la de programar un robot o cualquier clase de ente artificial con la habilidad de aprender socialmente vía la copia de un demostrador (ver Dautenhahn y Nehaniv, 2002 para una revisión).

Finalmente, estos trabajos comparativos acerca de la capacidad cognitiva de aprender por imitación resultan hoy fundamentales en la búsqueda de evidencia sobre el origen de los mecanismos cerebrales que la sustentan, tales como las neuronas espejo, que son consideradas por muchos cruciales para “el gran salto adelante” de las capacidades cognitivas en la evolución humana que llevó finalmente a la emergencia del *Homo sapiens* (Arbib, 2002; Ramachandran, 2000). Así también, en ausencia del suficiente registro fósil, el método comparativo resulta una herramienta crucial para dilucidar los posibles caminos evolutivos que deben haber experimentado nuestros antepasados para el surgimiento de la capacidad de copiar y, de ahí, tal cual también se ha postulado, de interpretar las acciones de los demás, capacidades ambas relacionadas con el surgimiento de la teoría de la mente e incluso con la del lenguaje humano, el producto más sofisticado de nuestra cultura y, hasta el momento, más exclusivo y característico de nuestra especie.

Conclusiones

1. Las tres especies de mamíferos marinos (un pinnípedo, el león marino sudamericano y dos cetáceos, la beluga y el delfín mular), en ausencia de entrenamiento, son capaces de hacer estimaciones relativas de cantidades, es decir, pueden discriminar y seleccionar el mayor de entre dos conjuntos de elementos.
2. Los mamíferos marinos pueden realizar esta discriminación sobre la base de representaciones mentales acerca de la cantidad, en lugar de basarse estrictamente en señales perceptivas, puesto que resuelven adecuadamente tareas en las que toman la decisión sin estar visualmente accesibles los estímulos.
3. Los sistemas de representación que subyacen a dichas capacidades podrían diferir entre las distintas modalidades de las tareas y entre las tres especies. Al respecto:
 - 3.1. Para los leones marinos el desempeño en todas las pruebas dependió de la *ratio* entre sus magnitudes, ajustándose, por tanto, a la ley de Weber y explicándose por el modelo del acumulador.
 - 3.2. A diferencia de los leones marinos, para los cetáceos el desempeño en todas las pruebas no dependió de la *ratio* entre sus magnitudes y, por tanto, no se ajustó a la ley de Weber.
 - 3.3. Ninguna de las variables (*ratio*, *diferencia* o *suma total*) explica la mayoría de los resultados en los cetáceos, a excepción de la condición ecoica para la beluga, en la que la variable que explicó mayor proporción de la variabilidad en el desempeño fue el *total de elementos* entre las cantidades (magnitud), lo cual podría sugerir la utilización de un mecanismo que se ajusta al modelo del *object file* en esta especie.
 - 3.4. Independientemente del tipo de presentación (modalidad visible/no visible, simultánea, sucesiva o secuencial), los resultados obtenidos con los cetáceos no son compatibles con los

resultados que se han obtenido para la mayoría de las especies animales (incluidos experimentos previos en delfines nariz de botella bajo modalidad de presentación visual simultánea), ya que su desempeño no se ajustó al modelo del acumulador.

3.5. Estos resultados indican que todavía no está claro qué modelos son los que subyacen a esta capacidad en los animales no humanos, ya que no coinciden con la mayoría de los resultados obtenidos en otras especies en cuanto a los mecanismos que son utilizados por éstos.

4. Las orcas son capaces de aprender la señal de "copia de la acción" o "hacer lo que el otro está haciendo". Además, los tres sujetos con los que se experimentó aprendieron esta señal de "copia al otro" muy rápidamente (20 ensayos promedio).
5. Las orcas son capaces de imitar a la orden de una señal específica, es decir, de aprender comportamientos nuevos a través de esta señal de "copiar la acción" ejecutada por un conespecífico.
6. Este estudio es el primero en aportar evidencia empírica de imitación de acciones, en general, y en particular de "imitación productiva" (comportamientos nuevos) en las orcas. Así, los tres sujetos copiaron el 100% de los comportamientos (familiares y nuevos); copiaron en el primer ensayo 8 a 13 (de 15) comportamientos familiares y 2 de los nuevos (de 2) en un sujeto. Ninguno de los comportamientos familiares precisó más de 8 ensayos para ser copiado correctamente y ninguno de los comportamientos nuevos más de 16 ensayos. Los resultados son comparables, si no superiores, a los obtenidos con delfines en experimentos similares. Estos hallazgos sugieren que algunos comportamientos específicos de grupo descritos en estudios de campo de orcas pueden estar sustentados por aprendizaje imitativo y no solamente por mecanismos de facilitación social.

7. Los resultados también indican que las orcas y otros cetáceos tales como los delfines parecen estar dotados de una propensión natural a imitar el comportamiento de los miembros de su grupo durante la ontogenia, lo cual puede llevar a la transmisión no-genética de tradiciones específicas de grupo que potencialmente pueden incrementar su eficacia biológica.

Referencias

- Aboitiz, F., García, R., Brunetti, E., & Bosman, C. (2005). Imitation and memory in language origins. *Neural Networks* 18, 1357.
- Abramson, J.Z., Hernández-Lloreda V., Call J., & Colmenares F. (2011). Relative quantity judgments in South American sea lions (*Otaria flavescens*). *Animal Cognition*, 14(5), 695-706.
- Acevedo, J, Aguayo., A., & Sielfeld, W. (2003). Eventos reproductivos del león marino común, (*Otaria flavescens*) (Shaw 1800), en el norte de Chile (Pacífico suroriental). *Revista biología marina y oceanografía* 38(2), 69-75.
- Agrillo, C., Dadda, M., & Bisazza, A. (2007). Quantity discrimination in female mosquito fish. *Animal Cognition*, 10, 63-70.
- Aïn, S. A., Giret, N., Grand, M., Kreutzer, M., & Bovet, D. (2009). The discrimination of discrete and continuous amounts in African grey parrots (*Psittacus erithacus*). *Animal Cognition*, 12, 145-154.
- Allen, C. (2004). "Is anyone a cognitive ethologist?" *Biology and Philosophy* 19, 589–607.
- Alsop, B., & Honig, W. K. (1991). Sequential stimuli and relative numerosity discriminations in pigeons. *Journal of Experimental Psychology, Animal Behavior Processes*, 17, 386–395.
- Anderson, J. R., Awazu, S., & Fujita, K. (2000). Can squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*) learn self-control? A study using food array selection tests and reverse-reward contingency. *Journal of Experimental Psychology, Animal Behavior Processes*, 26, 87–97.
- Anderson, U. S., Stoinski, T. S., Bloomsmith, M. A., & Maple, T.L. (2007). Relative numerosness judgment and summation in Young, middle-aged, and older adult Orangutans (*Pongo pygmaeus ablii* and *Pongo pygmaeus pygmaeus*). *Journal of Comparative Psychology*, 121,1–11.
- Anderson, U. S., Stoinski, T. S., Bloomsmith, M. A., Marr, M. J., Smith, A. D., & Maple, T. L. (2005). Relative numerosness judgment and summation in young and old Western lowland gorillas. *Journal of Comparative Psychology*, 119, 285–295.
- Arbib, M. (2002). The mirror system, imitation, and the evolution of language. In C. Nehaniv, & K. Dautenhahn (Eds.), *Imitation in animals and artifacts* (pp. 229–280). Cambridge, MA: MIT Press.
- Au, W. W. L. (1993). *The Sonar of Dolphins*. New York: Springer-Verlag.

- Baird, R.W. (2000). The killer whale: foraging specializations and group hunting. In Mann J. Connor RC, Tyack PL & Whitehead H (Eds.), *Cetacean societies: field studies of dolphins and whales*. (pp 127–153)University of Chicago Press.
- Baron, R., & Kenny, D.A. (1986). The Moderator-Mediator Variable Distinction in Social Psychological Research: Conceptual, Strategic, and Statistical Considerations. *Journal of Personality and Social Psychology* 61(6), 1173-1182.
- Barrett-Lennard, L.G., & Heise, K. (2007). The Natural History and Ecology of Killer Whales: Foraging Specialization in a Generalist Predator. In: Estes JA, Brownell RL, DeMaster DP, Doak DF, Williams TM (Eds.), *Whales, whaling and ocean ecosystems*. University of California Press, Berkely CA, pp 163-173.
- Barth, H., Kanwisher, N., & Spelke, E. S. (2003). The construction of large number representations in adults. *Cognition*, 86, 201–221.
- Bates, L.A., & Byrne, R.W. (2010). Imitation: what animal imitation tells us about animal cognition. Wiley Interdisciplinary Reviews: *Cognitive Science* 1, 685-695. doi:10.1002/wcs.77
- Bauer, G.B., & Johnson, C.M. (1994). Trained motor imitation by bottlenosed dolphins (*Tursiops truncatus*). *Perceptual Motor Skills* 79, 1307-1315.
- Bearzi, M., & Stanford, C.B. (2007). Dolphins and African apes: comparisons of sympatric socio-ecology. *Contributions of Zoology* 76(4),235-254.
- Beck, B. B. (1980). *Animal Tool Behavior: The Use and Manufacture of Tools by Animals*. New York: Garland.
- Bender, C., Herzing, D., & Bjorklund, D. (2009). Evidence of teaching in Atlantic spotted dolphins (*Stenella frontalis*) by mother dolphins foraging in the presence of their calves. *Animal Cognition*, 12, 43-53.
- Beran, M.J. (2001). Summation and numerosness judgments of sequentially presented sets of items by chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, 115, 181–191.
- Beran, M.J. (2004). Chimpanzees (*Pan troglodytes*) respond to non-visible sets after one-by-one addition and removal of items. *Journal of Comparative Psychology*, 118, 25–36.
- Beran, M.J, Beran, M.M., Harris, E.H., & Washburn, D.A. (2005). Ordinal judgments and summation of nonvisible sets of food items by two chimpanzees (*Pan troglodytes*) and a rhesus

- macaque (*Macaca mulatta*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes* 31(3), 351–362.
- Berwick, R. C., Okanoya, K., Beckers, G. J. L., & Bolhuis, J. J. (2011). Songs to syntax: the linguistics of birdsong. *Trends in Cognitive Sciences* 15, 113–122.
- Bigg, M.A., Olesiuk, P.F., Ellis, G.M., Ford, J. K.B., & Balcomb, K.C. (1990). *Social organization and genealogy of resident killer whales (Orcinus orca) in the coastal waters of British Columbia and Washington State*. Rep. Int. Whale Commun. Spec. Issue 12, 383–406.
- Boakes, R. A. (1989). *Historia de la Psicología Animal: De Darwin al Conductismo*. Madrid: Alianza.
- Bonanni, R., Natoli, E., Cafazzo, S., & Valsecchi, P. (2011). Free-ranging dogs assess the quantity of opponents in intergroup conflicts. *Animal Cognition*, 14, 103–115.
- Botham, M.S., Kerfoot, C.J., Louca, V., Krause, J. (2005). Predator choice in the field; grouping guppies, *Poecilia reticulata*, receive more attacks. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59, 181–184.
- Boysen, S. T., & Berntson, G. G. (1989). Numerical competence in a chimpanzee (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, 103, 23–31.
- Boysen, S. T., & Berntson, G. G. (1995). Responses to quantity: Perceptual versus cognitive mechanisms in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 21, 82–86.
- Boysen, S.T., Bernston, G.G., & Mukobi, K.L. (2001). Size matters: impact of item size and quantity on array choice by chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, 115, 106–110.
- Brannon, E.M., & Terrace, H.S. (2000). Representation of the numerosities 1–9 by rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes* 26, 31–49.
- Brannon, E.M., & Terrace, H.S. (2002). The evolution and ontogeny of ordinal numerical ability. In M. Bekoff, C. Allen & G.M. Burghardt (Eds.), *The cognitive animal: empirical and theoretical perspectives on animal cognition* (pp. 197–204). Cambridge: The MIT Press.
- Brodie, P. F. (1989). The white whale (*Delphinapterus leucas*) (Pallas, 1776). In S. H. Ridgway & Sir R. Harrison (Eds.), *Handbook of marine mammals (Vol 4.) River dolphins and the larger toothed whales* (pp. 119–144). San Diego: Academic Press.
- Butterworth, B. (1999). *The Mathematical Brain*. London: Macmillan.

- Byrne, R. W. (1996). Relating brain size to intelligence. In Mellars, P. A. & Gibson, K. R. (Eds.), *Modelling the early human mind* (pp.49-56). Cambridge: McDonald Institute Research Monographs.
- Byrne, R.W. (2002). Imitation of novel complex actions: What does the evidence from animals mean? *Advance in the Study of Behaviour* 31, 77-105. doi:10.1016/S0065-3454(02)80006-7
- Byrne, R. W. (2007). Culture in great apes: Using intricate complexity in feeding skills to trace the evolutionary origin of human technical prowess. *Philosophical Transactions of the Royal Society B.* 362, 577-585.
- Byrne, R.W. (2009). Animal imitation. *Current Biology* 19, R111-R114
- Byrne, R.W., & Russon, A.E. (1998). Learning by imitation: a hierarchical approach. *Behavioral and Brain Science* 21, 667–684. doi:10.1017/S0140525X98001745
- Byrne, R. W., & Whiten. A. (1988). *Machiavellian Intelligence: Social Expertise and the Evolution of Intellect in Monkeys, Apes and Humans*. Oxford: Oxford University Press.
- Caldwell, C.A., & Whiten, A. (2002). Evolutionary perspectives on imitation: is a comparative psychology of social learning possible? *Animal Cognition* 5, 193–208. doi: 10.1007/s10071-002-0151-x
- Call, J. (2000). Estimating and operating on discrete quantities in orangutans (*Pongo pygmaeus*). *Journal of Comparative Psychology*, 114, 136–147.
- Call, J. (2001). Body imitation in an enculturated orangutan (*Pongo pygmaeus*). *Cybernetic System* 32, 97–119. doi:10.1080/019697201300001821
- Call, J., & Tomasello, M. (1995). Use of social information in the problem solving of orangutans (*Pongo pygmaeus*) and human children (*Homo sapiens*). *Journal of Comparative Psychology*, 109, 308–320.
- Call, J., & Tomasello, M. (1996). The effect of humans on the cognitive development of apes. In Russon AE, Bard KA, Parker ST (Eds.), *Reaching into thought* (pp 371–403). Cambridge University Press, NewYork.
- Cantlon, J. F., & Brannon, E. M. (2006). Shared system for ordering small and large numbers in monkeys and humans. *Psychological Science.* 17, 401–406.

- Capozzo, H. (2002). South American sea lion (*Otaria flavescens*. In Perrin W, Wursig B Thewissen J (Eds.), *Encyclopedia of Marine Mammals* (pp. 1143-1146). Academic Press.
- Carazo, P., Sanchez, E., Font, E., & Desfilis, E. (2009). Quantity discrimination in *Tenebrio molitor*: evidence of numerosity discrimination in an invertebrate? *Animal Cognition*, 12, 463-470.
- Carey, S. (2001). Cognitive foundations of arithmetic: evolution and ontogenesis. *Mind and Language*, 16, 37-55.
- Caro, T.M., & Hauser, M.D. (1992). Is there teaching in nonhuman animals? *Quarterly Review of Biology* 67, 151-174. doi:10.1086/417553
- Carpenter, M. (2006). Instrumental, social, and shared goals and intentions in imitation. In: Rogers SJ and Williams J (Eds.), *Imitation and the development of the social mind: Lessons from typical development and autism* (pp. 48-70). New York, Guilford.
- Carpenter, M., & Call, J. (2009). Comparing the imitative skills of children and nonhuman apes. *Revue de Primatologie*, 1 (1). (see <http://primatologie.revues.org/263>)
- Carrasco, L., Posada, S., & Colell, M. (2009). New evidence on imitation in an encultured chimpanzee (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, 123(4), 385-390. doi: 10.1037/a0016275
- Chamizo, V.D. (1990). Ratas en el laberinto: memoria espacial y mapas cognitivos. En L. Aguado (Ed.), *Cognición Comparada* (pp. 177-199). Madrid: Alianza Editorial.
- Chance, M.R., & Mead, A.P (1953) Social behaviour and primate evolution. *Symposia of the Society for Experimental Biology* 7, 395-439.
- Colmenares, F. (2005). Biología, Etología y Psicología: Pluralismo, Interdependencia y Respeto. En *Psicópolis: paradigmas actuales y alternativos en la psicología contemporánea* (pp 486-514). Kairós, Barcelona.
- Colmenares, F. (2009). *Bases Biológicas de la Conducta*. Editorial UDIMA, Madrid.
- Connor, R. C. (2007). Dolphin social intelligence: complex alliance relationships in bottlenose dolphins and a consideration of selective environments for extreme brain size evolution in mammals. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 362, 587-602. doi: 10.1098/rstb.2006.1997.

- Connor, R. C., Heithaus, M. R., & L. M. Barre (1999). Superalliance of bottlenose dolphins. *Nature*, 371, 571-572.
- Connor, R. C., Heithaus, M., Berggren, P., & Miksis, J. L. (2000). “Kerplunking”: Surface fluke splashes during shallow-water bottom foraging by bottlenose dolphins. *Marine Mammal Science*, 16, 646-653.
- Connor, R.C., & Mann, J. (2006) Social Cognition in the wild: Machiavellian dolphins?. In S. Hurley & M. Nudd (Eds.), *Rational Animals* (pp. 329-367). Oxford University Press.
- Connor, R. C., Smolker, R. A., & A. F. Richards. (1992). Two levels of alliance formation among bottlenose dolphins (*Tursiops*) sp. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 89, 987-990.
- Coolidge, F. L., & Wynn, T. (2011). The implications of the working memory model for the evolution of modern cognition. *International Journal of Evolutionary Biology*.
- Custance, D.A., Whiten, A., & Bard, K.A. (1995). Can young chimpanzees imitate arbitrary actions? Hayes & Hayes (1952) revisited. *Behaviour*, 132, 839–858. doi:10.1163/156853995X00036
- Darwin, C. (1871). *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. Modern Library, New York, NY.
- Dautenhahn, K., & Nehaniv, C. (2002). *Imitation in Animals and Artifacts*. Cambridge, MA, MIT Press.
- Davis, H. (1984). Discrimination of the number three by a raccoon (*Procyon lotor*). *Animal Learning & Behaviour*, 12, 409-413.
- Davis, H., & Perusse, R. (1988). Numerical competence in animals: Definitional issues, current evidence, and a new research agenda. *Behavioral and Brain Sciences*, 11, 561– 615.
- Davis, H., MacKenzie, K. A., & Morrison, S. (1989). Numerical discrimination by rats (*Rattus norvegicus*) using body and vibrissal touch. *Psychology*, 103, 45–53.
- Deecke, V.B., Barrett-Lennard, L.G., Spong, P., & Ford, J.K.B. (2010). The structure of stereotyped calls reflects kinship and social affiliation in resident killer whales (*Orcinus orca*). *Naturwissenschaften* 97, 513–518. doi: 10.1007/s00114-010-0657-z
- Deecke, V.B., Ford, J.K.B., & Spong, P. (2000). Dialect change in resident killer whales: implications for vocal learning and cultural transmission. *Animal Behaviour* 40, 629–638. doi: 10.1006/anbe.2000.1454

- Defran, R. H., & Pryor, K. (1980). The behavior and training of cetaceans in captivity. In L. M. Herman (Ed.), *Cetacean behavior: Mechanisms and functions* (pp. 319-362). New York, NY: John Wiley & Sons.
- Dehaene, S. (1997). *The number sense: How the mind creates mathematics*. New York: Oxford University Press.
- Dehaene, S. (2001). (Ed.) *The Cognitive Neuroscience of Consciousness*. Cambridge: MIT Press.
- doi:10.1111/j.1748-7692.2010.00397
- Domjan, M., & M. A. Krause. (2002). "Research productivity in animal learning from 1953 to 2000." *Animal Learning & Behavior* 30, 282–285.
- Dooley, G. B., & Gill, T. V. (1977). Acquisition and use of mathematical skills by a linguistic chimpanzee. In D. M. Rumbaugh (Ed.), *Language learning by a chimpanzee: The Lana project* (pp. 247–260). New York: Academic Press.
- Doupe, A.J., & Kuhl, P.K. (1999). Birdsong and human speech: Common themes and mechanisms. *Annual Review of Neuroscience*. 22, 567–631.
- Duffy-Echevarria, E. E., Connor, R. C., & St. Aubin, D. J. (2008). Observations of strandfeeding behavior by bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in Bull Creek, South Carolina. *Marine Mammal Science*, 24, 202-206.
- Dunbar, R. (1993). Coevolution of neocortex size, group size and language in humans. *Behavioral and Brain Sciences*, 16(4), 681--735.
- Dunbar, R. (1998). The social brain hypothesis. *Evolutionary Anthropology* 6, 178–190.
- Dunbar, R., & Shultz, S. (2007). 'Understanding primate brain evolution', *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 362, pp. 649-658.
- Emery, N.J., Clayton, N.S., & Frith, C.D. (2008). *Social Intelligence: From brain to culture*. Oxford University Press (Oxford).
- Evans, T.A., Beran, M.J., Harris, E.H., & Rice, D., (2009). Quantity judgments of sequentially presented food items by capuchin monkeys (*Cebus apella*). *Animal Cognition*, 1, 97–105.
- Feigenson, L., Carey, S., & Hauser, M. (2002). The representations underlying infants' choice of more: Object files versus analog magnitudes. *Psychological Science*, 13, 150 –156.

- Féron, J., Gentaz, E., & Streri, A. (2006). «Evidence of amodal representation of small numbers across visuo-tactile modalities in 5-Month-old infants», *Cognitive development*, 21 (2), 81-92.
- Fleischer, G. (1976). Hearing in extinct cetaceans as determined by cochlear structure. *Journal of Paleontology* 50(1), 133-152.
- Flombaum, J., Junge, J., & Hauser, M. (2005). «Rhesus monkeys spontaneously compute addition operations over large numbers», *Cognition*, 97 (3), 15-325.
- Foote, A.D., Griffin R.M., Howitt, D., Larsson, L, Miller P.J., & Hoelzel, A.R. (2006). Killer whales are capable of vocal learning. *Biology Letters*. 22; 2(4), 509-12.
- Ford, J.K.B. (1991). Vocal traditions among resident killer whales (*Orcinus orca*) in coastal waters of British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 69, 1454–1483. doi: 10.1139/z91-206
- Galef, B.G. (1988). Imitation in animals: History, definitions, and interpretations from the psychological laboratory. In T. Zentall & B.G. Galef (Eds.), *Social Learning: Psychological and Biological Approaches* (pp. 3-28). Lawrence Erlbaum Assoc.
- Galef, B.G. (2001). Where is the beef? Evidence of culture, imitation and teaching in cetaceans? *Behavioral and Brain Sciences*, 24, 335. doi:10.1017/S0140525X01343960
- Galef, B.G. (2009). Culture in animals? In Laland KN & Galef BG (Eds.), *The question of animal culture* (pp 222-246). Cambridge, MA, Harvard University Press.
- Gallistel, C. R. (1990). *The organization of learning*. (Bradford Books)/Cambridge, MA: MIT Press.
- Gallistel, C., & Gelman, R. (2000). Non-verbal numerical cognition: From reals to integers. *Trends in Cognitive Sciences*, 4, 59 – 65.
- Genty, E., & Roeder, J. (2006). Self-control: why should sea lions, (*Zalophus californianus*), perform better than primates? *Animal Behaviour* 72,1241-1247.
- Gergely, G., & Csibra G. (2006). Sylvia's recipe: The role of imitation and pedagogy in the transmission of human culture. In Enfield NJ & Levinson SC (Eds.), *Roots of Human Sociality: Culture, Cognition, and Human Interaction* (pp 229-255). Oxford, Berg Publishers.
- Gibson, B., & Kamil, A. (2009). The synthetic approach to the study of spatial memory: Have we properly addressed Tinbergen's four questions? *Behavioural Processes* 80, 278–287. doi:[10.1016/j.beproc.2008.11.013](https://doi.org/10.1016/j.beproc.2008.11.013)

- Gómez-Laplaza, L.M., & Gerlai, R. (2011). Spontaneous discrimination of small quantities: shoaling preferences in angelfish (*Pterophyllum scalare*). *Animal Cognition* 14, 565–574.
- Guinet, C. (1991). Intentional stranding apprenticeship and social play in killer whales (*Orcinus orca*). *Canadian Journal of Zoology* 69, 2712–2716.
- Guinet, C., & Bouvier, J. (1995). Development of intentional stranding hunting techniques in killer whale (*Orcinus orca*) calves at Crozet Archipelago. *Canadian Journal of Zoology* 73, 27–33.
- Guinet, C. Domenici, P., de Stephanis, R., Barrett-Lennard, L.G., Ford, J.K.B., & Verborgh P. (2007). Killer whale predation on bluefin tuna: exploring the hypothesis of the endurance-exhaustion technique. *Marine Ecology Progress Series* 347, 111–119.
- Hampton, R. (2005). Can rhesus monkeys discriminate between remembering and forgetting? In H. S. Terrace & J. Metcalfe (Eds.), *The Missing Link in Cognition: Origins of Self-Reflective Consciousness* (pp. 272–295). New York: Oxford University Press.
- Hanus, D., & Call, J. (2007). Discrete quantity judgments in the great apes (*Pan paniscus*, *Pan troglodytes*, *Gorilla gorilla*, *Pongo pygmaeus*): the effect of presenting whole sets versus item-by-item. *Journal of Comparative Psychology*, 121, 241–249.
- Harcourt, A.H. (1992). Coalitions and alliances: are primates more complex than non-primates. In Harcourt AH, de Waal FBM (Eds.), *Coalitions and alliances in humans and other animals* (pp 445–471). Oxford University Press, Oxford,
- Hare, B., & Wrangham, R. (2002). Integrating two evolutionary models for the study of social cognition. In Beckoff, M., Allen, C. & Burghardt, G (Eds.), *The Cognitive Animal* (pp. 363–369). The MIT Press.
- Hauser, M.D. (2005). Our chimpanzee mind. *Nature* 437,60–63.
- Hauser, M. D., & Carey, S. (1998). Building a cognitive creature from a set of primitives: Evolutionary and developmental insights. In D. Cummins & C. Allen (Eds.), *The evolution of mind* (pp. 51–106). Oxford, England: Oxford University Press.
- Hauser, M. D., & Carey, S. (2003). Spontaneous representations of small numbers of objects by rhesus macaques: Examinations of content and format. *Cognitive Psychology*, 47, 367– 401.

- Hauser, M.D., Carey, S., & Hauser, L.B. (2000). Spontaneous number representation in semi-free-ranging rhesus monkeys. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 267(1445), 829–833.
- Hauser, M.D., & Spelke, E. (2004). Evolutionary and developmental foundations of human knowledge: a case study of mathematics. In Gazzaniga MS (ed) *The cognitive neurosciences III* (pp 853–864). The MIT Press, Cambridge,
- Hayes, K.J., & Hayes, C. (1952). Imitation in a home-raised chimpanzee. *Journal of Comparative and Physiological Psychology*, 45, 450-459.
- Herman, L. M. (1980). Cognitive characteristics of dolphins. In L. M. Herman (ed.), *Cetacean behavior: Mechanisms and functions* (pp. 363-429). New York: Wiley Interscience.
- Herman, L.M. (2002). Vocal, social, and self-imitation by bottlenosed dolphins. In Dautenhahn K & Nehaniv C (Eds.), *Imitation in animals and artifacts* (pp 63-108). Cambridge, MA, MIT Press.
- Herman, L.M. (2010). What laboratory research has told us about dolphin cognition. *International Journal of Comparative Psychology*, 23, 310-330.
- Herrmann, E., Call, J., Hernández-Lloreda, M., Hare, B., & Tomasello, M. (2007). Humans have evolved specialized skills of social cognition: The cultural intelligence hypothesis. *Science*, 317, 1360-1366.
- Herrmann, E., Hernández-Lloreda, M.V., Call, J., Hare, B., & Tomasello, M. (2010). The structure of individual differences in the cognitive abilities of children and chimpanzees. *Psychological Science*, 21, 102–110.
- Heyes, C.M. (1993). Imitation, culture and cognition. *Animal Behaviour*, 46, 999–1010. (doi:10.1006/anbe.1993.1281)
- Heyes, C. M. (1996). Genuine imitation. In C. Heyes & B. G. Galef (Eds.), *Social Learning and the Roots of Culture* (pp. 371-389). Academic Press.
- Heyes, C.M. (2001). Causes and consequences of imitation. *Trends in Cognitive Sciences*, 5, 245–261.
- Heyes, C.M. (2005). Imitation by association. In S. Hurley & N. Chater (Eds.), *Perspectives on Imitation: From Mirror Neurons to Memes* (pp 157-176). MIT Press. Vol. 1.

- Heyes, C.M. (2010). Where do mirrors neurons come from? *Neuroscience and Biobehavioural Reviews*, 34, 575-583.
- Heyes, C. M. (in press) What can imitation do for cooperation? In Calcott B, Joyce R and Stereiny K (Eds.), *Signalling, Commitment and Emotion* MIT Press.
- Heyes, C.M., & Ray, E.D. (2000). What is the significance of imitation in animals? *Advances in the Study of Behavior*, 29, 215–245.
- Hodos, W., & Campbell, C. B. G. (1991). Evolutionary scales and comparative studies of animal cognition. In R. P. Kesner & D. S. Olton (Eds.), *Neurobiology of Comparative Cognition* (pp. 1-20). London: Lawrence Erlbaum Associates.
- Hooper, S.L., Reiss, D., Carter, M.R., & McCowan, B. (2006). Importance of contextual saliency on vocal imitation by bottlenose dolphins. *International Journal of Comparative Psychology*, 19, 116-128.
- Huber, L., Range, F., Voelkl, B., Szucsich, A., Viranyi, Z., & Miklosi, A. (2009). The evolution of imitation: what do the capacities of nonhuman animals tell us about the mechanisms of imitation? *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364, 2299–2309.
- Humphrey, N. K. (1976). The social function of intellect. In P. P. G. Bateson, & R. A. Hinde, (Eds.), *Growing Points in Ethology* (pp. 303-321). Cambridge: Cambridge University Press.
- Humphrey, N.K., (1988). The social function of intellect. In Byrne, R.W., Whiten, A. (Eds.), *Machiavellian Intelligence: Social Expertise and the Evolution of Intellect in Monkeys, Apes, and Humans* (pp. 13– 26). Clarendon, Oxford.
- Iacoboni, M., Woods, R. P., Brass, M., Bekkering, H., Mazziotta, J. C., & Rizzolatti, G. (1999). Cortical mechanisms of human imitation. *Science* 286, 2526-2528.
- Irie-Sugimoto, N., Kobayashi, T., Sato, T., & Hasegawa T. (2009). Relative quantity judgment by Asian Elephants (*Elephas maximus*). *Animal Cognition* 12(1), 193-199.
- Jaakkola, K., Fellner, W., Erb, L., Rodriguez, M., & Guarino, E. (2005). Understanding of the concept of numerically “less” by bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Journal of Comparative Psychology*, 119, 286–303.
- Jaakkola, K., Guarino, E., & Rodriguez, M. (2010). Blindfolded Imitation in a Bottlenose Dolphin (*Tursiops truncatus*) *International Journal of Comparative Psychology*, 23, 671-688.

- Janik, V.M. (2000). Whistle matching in wild bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*). *Science*, 289, 1355-1357.
- Janik, V., Sayigh, L., & Wells, R. (2006). Signature whistle shape conveys identity information to bottlenose dolphins. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103, (21), 8293-8297.
- Janik, V.M., & Slater, P.B. (1999). Vocal learning in mammals. *Advance in the Study of Behaviour*, 26, 59–99.
- Jolly A. (1966). Lemur social behavior and primate intelligence. *Science* 153, 501–506.
- Jolly, A. (1985). *The Evolution of Primate Behavior*. New York: Macmillan.
- Kahneman, D., & Treisman, A. (1984). Changing views of attention and automaticity. In R. Parasuraman & D. Davies (Eds.), *Varieties of attention* (pp. 29 – 61). New York: Academic Press.
- Kahneman, D., Treisman, A., & Gibbs, B. J. (1992). The reviewing of object files: Object-specific integration of information. *Cognitive Psychology*, 24, 175–219.
- Kenny, D.A., Kashy, D.A., & Bolger, N. (1998). Data analysis in social psychology. In Gilbert D, Fiske S, and Lindzey G (Eds.), *The handbook of social psychology* (4th ed., Vol. 1) (pp. 233-265). MA: McGraw-Hill Boston.
- Killian, A., Yaman, S., von Fersen, L., & Güntürkün, O. (2003). A bottlenose dolphin discriminates visual stimuli differing in numerosity. *Learning & Behavior*, 31, (2) 133–142.
- Kitchen, D.M., Cheney, D.L., & Seyfarth, R.M. (2004). Factors mediating inter-group encounters in savannah baboons (*Papio cynocephalus ursinus*) *Behaviour* 141, 197-218.
- Knörnschild, M., Nagy, M., Metz, M., Mayer, F., & Otto von Helversen. (2010). Complex vocal imitation during ontogeny in a bat. *Biology Letters*. 6 (2) 156-159. doi:10.1098/rsbl.2009.0685
- Kobayashi, T., Hiraki, K., & Hasegawa, T. (2005). Auditory-visual intermodal matching of small numerosities in 6-month-old infants. *Developmental Science*, 8(5), 409-419.
- Köhler, W. (1917). *The Mentality of Apes*. W. W. Norton.
- Krützen, M., Mann, J., Heithaus, M. R., Connor, R. C., Bejder, L., & Sherwin, W. B. (2005). Cultural transmission of tool use in bottlenose dolphins. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.*, 102, 8939-8943.

- Kuczaj, S. A., Gory, J. D., & Xitco, M. J. (2009). How intelligent are dolphins? A partial answer based on their ability to plan their behavior when confronted with novel problems. *Japanese Journal of Animal Psychology*, 59, 99-115.
- Kummer, H. (1982). Social Knowledge in Free-ranging Primates. In *Animal Mind-Human Mind*. D. R. Griffin (ed.), (pp. 113-120). New York: Springer-Verlag.
- Kummer, H., & Goodall, J. (1985). Conditions of innovative behavior in primates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 308, 203-214.
- Laland, K.N., & Galef, B.G. (2009). The question of animal culture. Cambridge, MA, Harvard University Press.
- Laland, K.N., & Janik, V.M. (2006). The animal cultures debate. *Trends in Ecology & Evolution* 21, 542-547. doi: 10.1016/j.tree.2006.06.005
- Libertus, M.E., Pruitt, L.B., Woldorff, M.G., & Brannon, E.M. (2009). Induced alpha-band oscillations reflect ratio-dependent number discrimination in the infant brain. *Journal of Cognitive Neuroscience* 21 (12), 2398-2406.
- Lindemann, K.L., Reichmuth Kastak, C., & Schusterman, R.J. (2006). The role of learning in the production and comprehension of auditory signals by pinnipeds. *Aquatic Mammals*, 32, (4), 483-490.
- Lopez, J.C., & Lopez, D. (1985). Killer whales of Patagonia and their behaviour of intentional stranding while hunting nearshore. *Journal Of Mammalogy* 66, 181-183.
- Lorenz, K. (1981). The Foundations of Ethology. Nueva York: Springer-Verlag.
- Lyamin, O.I., Manger, P.R., Ridgway, S.H., Mukhametov, L.M., & Siegel, J.M. (2008). Cetacean sleep: phenotypically unusual mammalian sleep phenomenology. *Neuroscience and biobehavioral reviews*, 32, 1451-1484.
- MacKinnon, D.P., Warsi, G., & Dwyer, J.H. (1995). A simulation study of mediated effect measures. *Multivariate Behavioral Research* 30, 41-62.
- Manger, P. R. (2006). An examination of cetacean brain structure with a novel hypothesis correlating thermogenesis to the evolution of a big brain. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 81, 293-338.

- Mann, J., Sargeant, B. L., Watson-Capps, J. J., Gibson, Q. A., Heithaus, M. R., Connor, R. C., & Patterson, E. (2008). Why do dolphins carry sponges? *PLoS One*, 3(12), e3868, doi:10.1371/journal.pone.0003868.
- Marino, L. (2002). Convergence of complex cognitive abilities in cetaceans and primates. *Brain, Behavior and Evolution* 59, 21-32. doi:10.1371/journal.pbio.0050139
- Marino, L., Connor, R. C., Fordyce, R. E., Herman, L. M., Hof, P. R., Lefebvre, L., Lusseau, D., McCowan, B., Nimchinsky, E. A., Pack, A. A., Rendell, L., Reidenberg, J. S., Reiss, D., Uhen, M. D., Van der Gucht, E., & Whitehead, H. (2007). Cetaceans have complex brains for complex cognition. *PLoS Biology*, 5, 966–972, doi:10.1371/journal.pbio.0050139
- Matkin, C.O., Matkin, D.R., Ellis, G.M., Saulitis, E., & McSweeney, D. (1997). Movements of resident killer whales in southeastern Alaska and Prince William Sound, Alaska. *Mar Mamm Sci* 13(3), 469-475. doi: 10.1111/j.1748-7692.1997.tb00653.x
- May, S. (1998). *A review of scientific justifications for maintaining cetaceans in captivity*. Report for the Whale and Dolphin Conservation Society.
http://www.wdcs.org/submissions_bin/capmayerscijustifications.pdf
- McComb, K., Packer, C., & Pusey, A. (1994). Roaring and numerical assessment in contests between groups of female lions (*Panthera leo*). *Animal Behaviour*, 47, 379–387.
- McCowan, B., Marino, L., Vance, E., Walke, L., & Reiss, D. (2000). Bubble ring play of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*): Implications for cognition. *Journal of Comparative Psychology*, 114(1), 98-106.
- Meck, W. H., & Church, R. M. (1983). A mode control model of counting and timing processes. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 9, 320–334.
- Meltzoff, A.N., & Decety, J. (2003). What imitation tells us about social cognition: a rapprochement between developmental psychology and cognitive neuroscience. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 358, 491–500. doi:10.1098/rstb.2002.1261
- Menzel, E. W. (1978). Cognitive mapping in chimpanzees. In Hulse, S. H., Fowler, H. & Honig, W. K. (Eds.), *Cognitive Processes in Animal Behavior* (375-422). Hillsdale, NJ: Erlbaum.

- Menzel, C.R. (1997). Primates' knowledge of their natural habitat: as indicated in foraging. In: Whiten A, Byrne RW (Eds.), *Machiavellian intelligence II: extensions and evaluations* (pp 207–239). University Press, Cambridge.
- Milton, K. (1981). Distribution patterns of tropical plant foods as an evolutionary stimulus to primate mental development. *American Anthropologist*, 83, 534-548.
- Milton, K. (1988). Foraging behaviour and the evolution of primate intelligence. In R. Byrne & A. Whiten, (Eds.), *Machiavellian Intelligence Social Expertise and the Evolution of Intellect in Monkeys, Apes and Humans* (pp. 285-305). Oxford: Clarendon Press.
- Mitchell, R. W., Yao, P., Sherman, P. T., & O'Regan, M. (1985). Discriminative responding of a dolphin (*Tursiops truncatus*) to differentially rewarded stimuli. *Journal of Comparative Psychology*, 99, 218 – 225.
- Mix, K., Huttenlocher, J., & Levine, S. (2002). Multiple cues for quantification in infancy: Is number one of them? *Psychological Bulletin*, 128, 278 –294.
- Moll, H., & Tomasello, M. (2007). Cooperation and human cognition: The Vygotskian intelligence hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 362(1480), 639-648.- reprinted in N. Emery, N. Clayton, C. Frith (Eds.), *Social Intelligence: From brain to culture* (pp. 245-260). Oxford: Oxford University Press.
- Mondragón-Ceballos, R. (2001). Interfering in affiliations: sabotaging in stump-tail macaques. *Animal Behaviour* 62, 1179-1187.
- Myowa-Yamakoshi, M., & Matsuzawa, T. (1999). Factors influencing imitation of manipulatory actions in chimpanzees (*Pan troglodytes*). *Journal of Comparative Psychology*, 113, 128-136. doi: 10.1037/0735-7036.113.2.128
- Nowak, R. M. (1991). Beluga, or white whale. In *Walker's mammals of the world*, (5th ed., Vol. 2) (pp. 1008-1010). Baltimore, MD: Johns Hopkins University Press.
- Osborne, R.W. (1986). A behavioural budget of Puget Sound killer whales. In Kirkevold, BC and Lockard JS (Eds.), *Behavioural Biology of Killer Whales* .(pp 211-249). New York, NY, Liss AR, Inc.
- Pack, A.A., Herman, L.M., & Roitblat, H.L. (1991). Generalization of visual matching and delayed matching by a California sea lion (*Zalophus californianus*). *Animal Learning & Behavior* 19, 37–48.

- Pack, A. A., & Herman L. M. (1995). Sensory integration in the bottlenosed dolphin: Immediate recognition of complex shapes across the senses of echolocation and vision. *Journal of the Acoustical Society of America*, 98, 722-733.
- Penn, D., & Povinelli, D.J. (2007). Causal cognition in human and nonhuman animals: A comparative, critical review. *Annual Review of Psychology*, 58, 97-118.
- Pepperberg, I. M. (1987). Evidence for conceptual quantitative abilities in the grey parrot: Labeling of cardinal sets. *Ethology*, 75, 37-61.
- Pepperberg, I. M. (2006). Grey parrot (*Psittacus erithacus*) numerical abilities: Addition and further experiments on a zero-like concept. *Journal of Comparative Psychology*, 120, 1-11.
- Piaget, J. (1936): *Origins of intelligence in the child*, London: Routledge & Kegan Paul, 1953.
- Pitman, R.L., & Durban, J.W. (2012) Cooperative hunting behaviour, prey selectivity and prey handling by pack ice killer whales (*Orcinus orca*), type B, in Antarctic Peninsula waters. *Marine Mammal Science* 28, 16-36. doi: 10.1111/j.1748-7692.2010.00453.x.
- Plotkin, H. (2004) *Evolutionary Thought in Psychology: A Brief History*. Blackwell, Oxford.
- Pryor, K. W., Haag, R., & O'Reilly, J. (1969). The creative porpoise: Training for novel behavior. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 12, 653-661.
- Ramachandran, V.S. (2000). Mirror neurons and imitation learning as the driving force behind “the great leap forward” in human evolution.
Edge.http://www.edge.org/3rd_culture/ramachandran/ramachandran_index.html.
- Reichmuth, K.C., & Schusterman, R.J. (2002). Long term memory for concepts in a California sea lion. *Animal Cognition* 5, 225-232.
- Reiss, D., & McCowan, B. (1993). Spontaneous vocal mimicry and production by bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*): Evidence for vocal learning. *Journal of Comparative Psychology*. 107, 301-312.
- Rendell, L., & Whitehead, H. (2001). Culture in whales and dolphins. *Behavioral and Brain Sciences*, 24, 309-324. (discussion 324-382). doi:10.1017/S0140525X0100396X
- Riesch, R., Barrett-Lennard, L.G., Ellis, G.M., Ford, J.K.B., & Deecke, V.B. (2012). Cultural traditions and the evolution of reproductive isolation: ecological speciation in killer whales?

Biological Journal of the Linnean Society 106(1), 1–17.

- Riley, D. A., & Langley, C. M. (1993). The logic of species comparisons. *Psychological Science* 4, 185–189.
- Rizzolatti, G., & Arbib, M. A. (1998). Language within our grasp. *Trends in Neuroscience* 21, 188–194.
- Rizzolatti, G. W., & Craighero, L. (2004). The mirror-neuron system. *Annual Review of Neuroscience* 27, 169–192.
- Rizzolatti, G., & Luppino, G. (2001). The cortical motor system. *Neuron* 31, 889–901.
- Romanes, G. J. (1889) *Mental evolution in man: Origin of human faculty*. New York: D. Appleton and Co. (Originally published, 1887).
- Roth, G., & Dicke, U. (2005) Evolution of the brain and intelligence. *Trends in Cognitive Science*. 9, 250–257
- Rugani, R., Regolin, L., & Vallortigara, G. (2007). Rudimental numerical competence in 5-day-old domestic chicks (*Gallus gallus*): identification of ordinal position. *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 33, 21–31.
- Rumbaugh, D. M., Savage-Rumbaugh, S., & Hegel, M. T. (1987). Summation in the chimpanzee (*Pan troglodytes*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*, 13, 107–115.
- Sagan, C. (1973). *The Cosmic Connection*, New York: Doubleday.
- Samuels, A., & Tyack, P. L. (2000). Flukeprints: A history of studying cetacean societies. In J. Mann, R. C. Connor, P. L. Tyack, & H. Whitehead (Eds.), *Cetacean societies: Field studies of dolphins and whales* (pp. 9–44). San Diego: Academic Press.
- Schusterman, R. (2008). Vocal learning in mammals with special emphasis on pinnipeds. In Oller DK & Griebel U (Eds.), *The Evolution of Communicative Flexibility: Complexity, Creativity, and Adaptability in Human and Animal Communication* (pp. 41–70). Cambridge: MIT Press.
- Schusterman, R.J., Reichmuth, K.C., & Kastak, D. (2002). The cognitive sea lion: meaning and memory in the lab and in nature. In Bekoff M, Allen C, Burghardt G (Eds.), *The cognitive animal: empirical and theoretical perspectives on animal cognition* (pp 217–228). MIT Press, Cambridge, Mass.
- Sepulveda, M., Perez, M.J., Sielfeld, W., Oliva, D., Duran, L.R., Rodriguez, L., Araos, V., & Buscaglia, M. (2007). Operational interaction between South American sea lions (*Otaria flavescens*)

- and artisanal (small-scale) fishing in Chile: Results from interview surveys and on-board observations *Fisheries Research* 83 (2-3), 332-340.
- Shettleworth, S. (2009). The evolution of comparative cognition: Is the snark still a boojum? *Behavioural Processes*, 80, 210-217.
- Shettleworth, S. (2010). *Cognition, evolution, and behaviour*. Oxford: Oxford University Press.
- Sigg, J., & Stolba, J. (1981). Home range and daily march in a hamadryas baboon troop. *Folia Primatologica*. 36,40-75.
- Silberberg, A., & Fujita, K. (1996). Pointing at smaller food amounts in an analogue of Boysen and Berntson's (1995) procedure. *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*, 66, 143-147.
- Similä, T., & Ugarte, F. (1993). Surface and underwater observation of cooperatively feeding killer whales in Northern Norway. *Canadian Journal of Zoology* 71, 1494-1499.
- Simon, T. J., Hespos, S. J., & Rochat, P. (1995). Do infants understand simple arithmetic? A replication of Wynn (1992). *Cognitive Development*, 10, 253-269.
- Skinner, B. F. (1938). *The Behavior of Organisms*. New York: Appleton-Century-Crofts.
- Smirnova, A. A., Lazareva, O. F., & Zorina, Z. A. (2000). Use of number by crows: investigation by matching and oddity learning. *Journal of Experimental Analysis of Behavior*, 73, 163-176.
- Smith, T.G., Siniff, D.B., Reichle, R., & Stone, S. (1981). Coordinated behavior of killer whales, (*Orcinus orca*), hunting a crabeater seal, (*Lobodon carcinophagus*). *Canadian Journal of Zoology* 59, 1185-1189.
- Sobel, M.E. (1982). Asymptotic confidence intervals for indirect effects in structural equation models. *Sociological Methodology* 13, 290-312.
- Staddon, (2000). Consciousness and theoretical behaviorism. *American Zoologist* 40, 874-882.
- Starkey, P., Spelke, E.S., & Gelman, R. (1983). Detection of intermodal numerical correspondence by human infants. *Science* (222), 179-181.
- Stephens, D.W., & Krebs, J.R. (1986). *Foraging Theory*. Princeton: Princeton University Press.
- Sutton, J. E. (2009). What is geometric information and how do animals use it? *Behavioural Processes*, 80, 339-343.

- Thomas, J.A. (2004). *Echolocation in Bats and Dolphins*. University of Chicago Press.
- Thomas, R.K. (1992). Primates' conceptual use of number: Ecological perspectives and psychological processes. In T. Nishida, W. C. McGrew, P. Marler, M. Pickford, and F. B. M. de Waal (Eds.). *Topics in Primatology, 1: Human Origins* (pp. 305-314). Tokyo University Press, Tokyo.
- Thorndike, E. L. (1898). Animal Intelligence: An Experimental Study of the Associative Processes in Animals *Psychological Review*, (Monograph Supplements, No. 8). New York: Macmillan.
- Timberlake, W., Schaal, D. W., & Steinmetz, J. E. (2005). "Relating behavior and neuroscience: Introduction and synopsis." *Journal of the Experimental Analysis of Behavior* 84, 305–311.
- Tooby, J., & Cosmides, L. (1992) The psychological foundations of culture. In J. Barkow, L. Cosmides, & J. Tooby (Eds.), *The adapted mind: Evolutionary psychology and the generation of culture* (pp. 19-136). NY: Oxford University Press.
- Tolman, E.C. (1948). Cognitive maps in rats and men. *Psychological Review*, 55(4), Jul 1948, 189-208. doi: [10.1037/h0061626](https://doi.org/10.1037/h0061626)
- Tomasello, M. (1996). Do apes ape? In Heyes CM and Galef BG (Eds.), *Social learning in animals: the roots of culture* (pp. 319–346). London, UK, Academic Press.
- Tomasello, M. (1999). *The cultural origins of human cognition*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Tomasello, M. (2009). The question of chimpanzee culture, plus postscript (chimpanzee culture 2009). In Laland, K.N. & Galef, B.G. (Eds.), *The question of animal culture* (pp. 198-221). Cambridge, MA, Harvard University Press.
- Tomasello, M., & Call, J. (1997). *Primate cognition*. Oxford University Press, Oxford.
- Topal, J., Byrne, R.W., Miklosi A., & Csanyi, V. (2006). Reproducing human actions and action sequences: 'Do as I do!' in a dog. *Animal Cognition* 9, 355–367.
- Tschudin, A. (1999). Relative Neocortex Size and Its Correlates in Dolphins: Comparisons with Humans and Implications for Mental Evolution. Ph.D. Thesis. University of Natal.
- Tschudin, A. (2006). Belief attribution tasks with dolphins: What social minds can reveal about animal rationality. In S. Hurley and M. Nudds, (Eds.), *Rational animals* (pp. 413–436). Oxford: Oxford University Press.

- Uller, C. (2008). Developmental and evolutionary considerations on numerical cognition: A review. *Journal of Evolutionary Psychology*, 6(4), 237-253.
- Uller, C., Carey, S., Huntley-Fenner, G., & Klatt, L. (1999). What representations might underlie infant numerical knowledge? *Cognitive Development*, 14, 1–36.
- Uller, C., Jaeger, R., Guidry, G., & Martin, C. (2003). Salamanders (*Plethodon cinereus*) go for more: rudiments of number in an amphibian. *Animal Cognition*, 6, 105–112.
- Uller, C., & Lewis, J. (2009). Horses (*Equus caballus*) select the greater of two quantities in small numerical contrasts *Animal cognition*, 12(5), 733-8.
- van Marle, K., Aw J., McCrink, K., & Santos, L.R. (2006). How capuchin monkeys (*Cebus apella*) quantify objects and substances. *Journal of Comparative Psychology*, 120, 416–426.
- van Schaik, C. P., & Burkart, J. M. (2011). Social learning and evolution: The cultural intelligence hypothesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 366, 1008-1016.
- Vickrey, C., & Neuringer, A. (2000). Pigeon reaction time, Hick's law and intelligence. *Psychonomic Bulletin and Review* 7, 284-291.
- Visalberghi, E., & Frigaszy, D.M. (1990). Do monkeys ape? In “*Language*” and intelligence in monkeys and apes: comparative developmental perspectives (Eds.), T. S. Parker & K. R. Gibson), (pp. 247–273). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Visser, I.N. (1999). Benthic foraging on stingrays by killer whales (*Orcinus orca*) in New Zealand waters. *Marine Mammal Science* 15, 220–227.
- Visser, I. N., Smith, T. G., Bullock, I. D., Green, G., Carlsson, O. G. L., & Imberti, S. (2008). Antarctic peninsula killer whales (*Orcinus orca*) hunt seals and a penguin on floating ice. *Marine Mammal Science*, 24, 225-234.
- Vygotsky, L. S. (1978). Mind in society: the development of higher psychological processes. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- de Waal, F. B. M. (1982). *Chimpanzee Politics: Power and Sex Among Apes*. New York: Harper and Row.
- de Waal, F. B. M. (1987). Tension regulation and nonreproductive functions of sex in captive bonobos (*Pan paniscus*). *National Geographic Research*, 3, 318–335.

- de Waal, F.B.M., & Aureli, F. (1996). Consolation, reconciliation, and a possible cognitive difference between macaques and chimpanzees. In A.E. Russon, K.A. Bard, and S.T. Parker, (Eds.), *Reaching into Thought: The Minds of the Great Apes* (pp. 80- 110). Cambridge: Cambridge University Press.
- de Waal, F. B. M., & P. L. Tyack. (2003). *Animal Social Complexity*. Cambridge, Harvard University Press.
- de Waal, F.B.M., & van Roosmalen, A. (1979). Reconciliation and consolation among chimpanzees. *Behavioral Ecology and Socioecology*, 5, 55-66.
- Walters, J.R., & Seyfarth, R.M. (1987). Conflict and Cooperation. In Barbara B. Smuts, Dorothy L. Cheney, Robert M. Seyfarth, Richard W. Wrangham, and Thomas T. Struhsaker (Eds.), *Primate Societies* (pp. 306-317). Chicago: University of Chicago Press.
- Wallace, A.R. (1889). *Darwinism: an exposition of the theory of natural selection with some of its applications*. New York: Macmillan.
- Ward, C., & Smuts, B. (2007). Quantity-based judgments in the domestic dog (*Canis lupus familiaris*). *Animal Cognition*, 10, 71–80.
- Watts, D., & Mitani, J. (2002). Hunting behaviour of chimpanzees at Ngogo, Kibale National Park, Uganda. *International Journal of Primatology* 23,1–28.
- Weiß, B.M., Symonds, H., Spong, P., & Ladich, F. (2010). Call sharing across vocal clans of killer whales: Evidence for vocal imitation? *Marine Mammal Science* 27(2), E1-E13.
- Whitehead, H. (2009). How might we study culture? A perspective from the ocean. In Laland KN & Galef BG (Eds.), *The question of animal culture* (pp 125-151). Cambridge, MA, Harvard University Press.
- Whitehead, H. & Mann, J. (2000). Female reproductive strategies of cetaceans. In J. Mann, R. C. Connor, P. L. Tyack & H. Whitehead (Eds.), *Cetacean societies* (pp. 219–246). Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Whiten, A. (1993). Human enculturation, chimpanzee enculturation and the nature of imitation. *Behavioral and Brain Sciences*, 16, 538–539.
- Whiten, A. (1998). “Imitation of the sequential structure of actions by chimpanzees (*Pan troglodytes*).” *Journal of Comparative Psychology* 112, 270–281.

- Whiten, A. (2000). Primate culture and social learning. *Cognitive Science* 24, 477-508.
- Whiten, A. (2001). Imitation and cultural transmission in apes and cetaceans. *Behavioral and Brain Sciences*, 24, 359-360.
- Whiten, A. (2006). The dissection of imitation and its 'cognitive kin' in comparative and developmental psychology. In S. Rogers & J. H. G. Williams (Eds.), *Imitation and the Development of the Social mind: Lessons from Typical Development and Autism*, pp. 227-250. New York: Guilford Press.
- Whiten, A., & Byrne, R. W. (1988). "Tactical deception in primates." *Behavioral and Brain Sciences* 11, 233-273.
- Whiten, A., McGuigan, N., Marshall-Pescini, S., & Hopper, L. M. (2009). Emulation, imitation, overimitation and the scope of culture for child and chimpanzee. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 364, 2417-2428.
- Whiten A., Spiteri, A., Horner, V., Bonnie, K. E., Lambeth, S. P., Schapiro, S. J., & de Waal, F. B. A. (2007). Transmission of multiple traditions within and between chimpanzee groups. *Current Biology*. 17, 1038-1043.
- Whiten, A., & van Schaik, C. P. (2007) The evolution of animal 'cultures' and social intelligence. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 362, 603-620. (doi:10.1098/rstb).
- Wiese, H. (2003). Iconic and non-iconic stages in number development: The role of language. *Trends in Cognitive Sciences*, 7, 385-390.
- Williams, J.H., Whiten, A., Suddendorf, T., & Perrett, D.I. (2001). Imitation, mirror neurons and autism. *Neuroscience and biobehavioral reviews*, 25, 287-95.
- Wilson, M., Hauser, M., & Wrangham, R. (2007). Chimpanzees (*Pan troglodytes*) modify grouping and vocal behaviour in response to location-specific risk. *Behaviour* 144, 1621-1653.
- Wood, F. G. (1973). *Marine mammals and man: The Navy's porpoises and sea lions*. Washington, DC: Luce.
- Wynn, K. (1998). Psychological foundations of number: numerical in human infants. *Trends in Cognitive Science*, 2, 296-303.
- Xitco, M.J. (1988). Mimicry of modeled behaviours by bottlenose dolphins. Unpublished Master of Science thesis, University of Hawaii, Honolulu.

- Xu F., & Carey, S. (1996). Infants' metaphysics: the case of numerical identity. *Cognitive Psychology* 30,111–153.
- Xu, F., & Arriaga, R. I. (2007). Number discrimination in 10-month-old infants. *British Journal of Developmental Psychology*, 25, 103-108.
- Xu, F., & Spelke, E. S. (2000). Large number discrimination in 6-month-old infants. *Cognition*, 74, 1–11.
- Xu, F., Spelke, E. S., & Goddard, S. (2005). Number sense in human infants. *Developmental Science*, 8, 88–101.
- Yurk, H. (2003). Do killer whales have culture? In: de Waal FBM and Tyack PL (Eds.), *Animal social complexity* (pp 465-469). Cambridge, MA, Harvard University Press.
- Yurk, H., Barrett-Lennard, L., Ford, J.K.B., & Matkin, C.O. (2002). Cultural transmission within maternal lineages: vocal clans in resident killer whales in southern Alaska. *Animal Behaviour* 63,1103–1119. doi:10.1006/ anbe.2002.3012
- Zentall, T.R. (2006). Imitation: definitions, evidence, and mechanisms. *Animal Cognition* 9: 335–353. doi:10.1007/s10071-006-0039-2
- Zentall, T.R., & Hogan, D.E. (1976). Imitation and social facilitation in the pigeon. *Animal Learning and Behavior* 4, 427–430.